ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 87

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

УДК 581.9(571.511)

© Е. Б. Поспелова, И. Н. Поспелов

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ГОР БЫРРАНГА, ТАЙМЫР

E. B. POSPELOVA, I. N. POSPELOV. FEATURES OF THE VASCULAR FLORA OF BYRRANGA MOUNTAINS, TAIMYR

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
E-mail taimyr@orc.ru
Государственный биосферный заповедник «Таймырский», Хатанга
Поступила 17.04.2002

Приводятся общее описание и анализ флоры центральной и восточной части гор Бырранга (Таймыр), выполненные на основе многолетнего обследования территории; предлагается выделение гор вместе с предгорным экотоном в особый флористический округ Таймырской флористической подпровинции. Наличие во флоре изолированных популяций, находящихся на северной и западной границах ареала, обусловлено историческими причинами — расселением видов с востока по осушенному шельфу в один из периодов регрессии моря в плейстоцене, а также наличием растительности, аналогичной современной лесотундровой в период одного из термических оптимумов, реликты которой, пережив трансгрессии моря и последующие похолодания, сохранились в горах Бырранга. В пределах территории намечаются 3 флористических выдела — западный, центральный и восточный. Флористическое богатство и своеобразие западного сектора позволяют высказать предположение об отсутствии последнего оледенения в этой области при наличии оледенения горно-долинного типа на востоке.
Ключевые слова: флора гор Бырранга, таксономический анализ флоры, географический анализ флоры, история формирования флоры Таймыра.

Флора и растительность гор Бырранга до последнего времени были изучены довольно фрагментарно. Первые сборы растений и общее описание природы были сделаны А. Т. Миддендорфом еще в XIX в. (1869), но они касались фактически только долин рек Верхней и Нижней Таймыры. Лишь в 1948—1949 гг. горы посетили профессиональные ботаники. В ходе экспедиции по раскопкам мамонта, проводившейся в районе р. Нижней Таймыры, Б. А. Тихомировым была обследована небольшая часть гор, примыкавшая к берегам этой реки и к оз. Таймыр. После этого работы в горной части Таймыра не проводились около 30 лет, в 1980-х годах в западной части работала М. В. Соколова (1982), долину р. Черные Яры обследовала И. Н. Сафронова (Сафронова, Соколова, 1989), позже Ю. П. Кожевников (1982) описал растительность и флору бассейна р. Малахай-тари, прорезающую Восточное нагорье.

С начала 1990-х годов мы начали изучение флоры и растительности гор и предгорий Бырранга в центральной и восточной частях. За это время обследовано 8 локальных флор (рис. 1), которые изучались в течение целого полевого сезона (60—80 дней) или в течение 2 сезонов. Богатство их составляет 260—318 таксонов. В работах по одному из участков также принимали участие В. Б. Куваев и Ю. П. Кожевников (Кожевников, 1992). С учетом данных других исследователей можно считать, что флора центральной и отчасти восточной частей гор изучена достаточно подробно.

Физико-географическое описание. Горы Бырранга, тянущиеся с запада на северо-восток п-ова Таймыр почти на 800 км, — наиболее северный в мире континентальный горный массив, северные отроги его располагаются близ мыса



Рис. 1. Расположение ключевых участков и границы флористических секторов.

А — ключевые участки, обследованные авторами: *1* — Фадьюкуда; *2* — Верхняя Таймыра; *3* — Большая Боотанкага (с учетом данных Кожевникова, 1992); *4* — оз. Левинсон-Лессинга; *5* — Бухта Ожидания (с учетом данных из работы Сафроновой и Соколовой, 1989); *6* — Оленья; *7* — Бикада; *8* — Нюнькараку-тари. *Б* — участки, обследованные другими авторами; данные использованы при анализе флор секторов: *9* — Ая-Турку; *10* — Шайтан (обе — Соколова, 1982); *11* — Энгельгардт (данные из Арктической флоры СССР); *12* — Черные Яры (Сафронова, Соколова, 1989); *13* — Яму-Байкура (данные из Арктической флоры СССР); *14* — Малахаі-тари (Кожевников, 1982). *В* — южная граница горно-предгорной области. *Г* — границы секторов. *Д* — обозначения секторов: I — западный; II — центральный; III — восточный.

Челюскин, с юга в центральной части он ограничен р. Верхняя Таймыра и оз. Таймыр. Отдельные горные анклавы имеются западнее р. Пясины, а также в восточной части. Высота гор увеличивается к востоку, достигая там 1146 м над ур. м., средние высоты центральной части — 400—500 (до 600) м. Площадь горного массива — около 170 000 км^2. Центральная часть гор — от р. Пясины до восточного побережья оз. Таймыр — система параллельных плосковершинных хребтов, разделенных глубокими межгорными котловинами с долинами рек (Фадьюкуда, Большая Боотанкага и др.) или озерами разломного типа (Щель, Горное, Левинсон-Лессинга и др.); много крупных ручьев с долинами разной степени выработанности. В области Восточного нагорья расположение хребтов хаотичное, вершины выпуклые, альпинотипные; ширина горной системы больше.

Горы Бырранга — складчато-глыбовая структура герцинского возраста, на севере плавно стыкующаяся с древними каледонскими массивами п-ова Челюскин, а на юге ограниченная прогибом Таймырской низменности. Горы сложены в основном алевролитами, довольно обычны также долериты, габбро-долериты, диабазы и гранитоиды. Широко распространены палеозойские известняки, местами слагающие целые массивы. Юрские и меловые толщи (песчаники и пески) встречаются эпизодически в основном в предгорьях. Четвертичные отложения представлены в первую очередь современными мерзлотными корами выветривания (от крупноглыбовых до щебнисто-суглинистых), аллювиальные грубогалечные и валунные толщи заполняют межгор-

ные котловины. Повсеместно в предгорьях и по периферии межгорных котловин выходят песчано-галечные отложения плейстоценовых морских трансгрессий в форме останцов террас с отметками около 50, 100 и 200 м над ур. м. в центральной части гор, несколько выше на востоке. Широко распространены делювиальные суглинки по нижним частям склонов. В межгорных котловинах встречаются озерные и болотные отложения, мощность современных торфов, залегающих на грубогалечном аллювии, не превышает 0.5 м.

Горы полностью находятся в зоне многолетней мерзлоты, сезонное оттаивание колеблется от 1.2 м на щебнях до 0.2 м на торфяниках речных террас. Широко распространены все типы мерзлотных процессов и явлений (Поспелов, 2001). Наиболее обычно криогенное выветривание грунтов с формированием пятнистого нанорельефа, развита солифлюкция различных форм. Развитие жильных льдов и сопутствующего им полигонального рельефа происходит на террасах рек в межгорных долинах. Здесь же обычен блюдцевый термокарст; проявления линейного термокарста обычны на склонах (деллевые комплексы). Имеется очаг современного оледенения — ледник Неожиданный в высшей точке Восточного нагорья, в этом секторе есть и мелкие ледники.

Материалы и методика

Территория горной провинции Бырранга принимается в границах, принятых на «Ландшафтной карте СССР...» под ред. И. С. Гудилина (1985), где на территории Таймыра выделен отдел ландшафтов горных подвижных поясов с 2 классами — гор и предгорных равнин. Предгорные равнины сложены рыхлыми ледниковыми, ледниково-морскими или озерно-аллювиальными отложениями четвертичного времени. Граница их с горами неясная, кое-где горы плавно переходят в равнину, но в большинстве случаев в переходной зоне имеются небольшие передовые горные анклавы, глыбовые развалы, выходы скал в бортах долин рек. Сами долины, заполненные грубогалечным и валунным аллювием, часто имеют горный облик. Флора этой территории в значительной мере обогащена горными видами по сравнению с лежащими южнее равнинными типичными тундрами, как и горные ландшафты — равнинными видами, проникающими по долинам рек в глубь массива. Широкие долины равнинных рек, примыкающие к горам, также обогащены горными видами, проникающими сюда с горных галечников. Эта двойственность предгорных равнин наводит на мысль о выделении здесь особой переходной полосы предгорного флористического экотона (ПГЭ), насыщенного видами горного генезиса при преобладании равнинных. Все это дает основания рассматривать горы вместе с ПГЭ, как единую экосистему со специфической биотой, в которой в равной степени сочетаются горная и равнинная флора и растительность. Следует подчеркнуть, что в предлагаемом сообщении речь пойдет только о центральной части гор Бырранга и ее южном макросклоне, т. е. об участке протяженностью порядка 500 км при ширине 100—150 км, расположенном с запада на восток от верховий р. Верхней Таймыры до центральной части Восточного нагорья, ограниченном с юга на западе долиной р. Верхней Таймыры, далее — оз. Таймыр и горным анклавом Киряка-Тас на востоке.

В задачи исследования входило: 1) дать общую характеристику флоры гор Бырранга на изученном участке; 2) проследить закономерности изменения состава и структуры флоры на протяжении горной цепи с запада на восток; 3) сравнить состав и структуру флоры в собственно горной части и прилегающей к ней зоне предгорного флористического экотона, включающего ландшафты гляциальных (гляциально-морских) равнин и озерно-аллювиальных депрессий. Сравнение отдельных локальных (ЛФ) и конкретных (КФ) флор проводилось нами ранее (Поспелова, 2000а, б).

Работы проводились с использованием крупномасштабных ландшафтных карт, созданных на основе дешифрирования аэрофотоснимков и полевых маршрутов. В основных ландшафтных контурах ранга урочища фиксировалось наличие вида и его

активность. Маршруты обследования выбирались так, чтобы пересечь все контуры, причем не однажды и в разных направлениях. Размеры обследованных участков — от 120 до 500 км^2. Если участок захватывал фрагменты нескольких ландшафтов, то список флоры составлялся отдельно для каждого и анализ проводился как для всей ЛФ, так и для отдельных ландшафтов. Таким образом, для каждого участка мы получали флористические списки с оценкой активности 3 порядков: парциальных флор основных экотопов, ландшафтных флор (КФ) и локальной флоры в целом.

Анализ флоры проводился согласно принципам, предложенным Б. А. Юрцевым (1968). При составлении общего списка и анализе флор отдельных секторов гор нами частично использованы опубликованные данные других авторов (рис. 1), а также карты, приведенные в «Арктической флоре СССР» (1960—1987).

Результаты и обсуждение

Растительность. В отношении зонального положения гор мнения разных авторов различаются. По районированию В. Д. Александровой (1977), они расположены в подзоне арктических тундр, Н. В. Матвеева (1998) относит их к типичным, проводя границу арктических тундр по северным предгорьям, что более правильно, поскольку растительность нижнего пояса почти на всем протяжении представлена типичными тундрами, только на крайнем востоке их можно отнести к южной полосе арктических тундр.

Неоднородность субстрата и гидротермических условий обусловливают высокое фитоценотическое разнообразие растительности, которое существенно выше в западной части территории, к востоку набор сообществ уменьшается. Характер растительного покрова тесно связан с положением в рельефе и типом субстрата. Практически по всему профилю обычны медальонные тундры; в верхнем поясе и на неустойчивых осыпных склонах они сменяются куртинно-сетчатыми, где растительность почти не сомкнута даже в подземной сфере. Основные эдификаторы сообществ — кустарнички (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*[1]), корневищные и дерновинные травы (*Novosieversia glacialis*, *Papaver polare*, *Deschampsia* spp., *Luzula nivalis*), выше 500—600 м над ур. м. — эпилитные и эпигейные лишайники и только в некоторых сообществах речных долин и низкогорных западин — мхи и изредка кустарники. Это основное отличие от растительности равнинных тундр, где эдификаторы подавляющего большинства сообществ — мхи. Горизонтальная структура сложная, мозаичная, обусловленная структурой специфического криогенного микрорельефа (пятна-медальоны, каменные кольца, каменные полосы и др.).

Границы высотных поясов нестабильны и сильно зависят от экспозиции, крутизны склона и выветренности субстрата. На всем протяжении южного макросклона нижний пояс представлен сообществами типичных тундр — кустарничково-осоково-моховыми (*Hylocomium splendens* + *Tomentypnum nitens* — *Carex arctisibirica* — *Dryas punctata* + *Cassiope tetragona*) с участием кустарниковых ив (*Salix reptans*, *S. pulchra*), к востоку отмечается усиление роли кассиопеи. Обычны также сырые деллевые комплексы с полосчатой структурой, обусловленной линейным термокарстом, в деллях выше роль *Carex concolor*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *Salix reptans*. В западной части гор в нижнем поясе встречаются даже фрагменты ерниково-пушицево-осоково-моховых тундр, свойственных южной полосе типичных тундр.

С высоты 50—100 м над ур. м., с повышением ощебненности субстрата, указанные сообщества сменяются разнотравно-мохово-дриадовыми и дриадово-моховыми тундрами. Доминирует дриада, хорошо представлено разнотравье (*Minuartia arctica*, *Luzula* spp., *Eritrichium villosum*, *Potentilla hyparctica*, *Saxifraga* spp. и др.), мелкие мезоксерофильные осоки (*Carex rupestris*, *C. misandra*) и злаки (*Poa arctica*, *Festuca*

[1] Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995), мхов — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992).

brachyphylla). Далее с высотой площадь этих тундр постепенно увеличивается, при этом проективное покрытие растительности снижается от 50—60 % в нижней части пояса до 20—30 % в верхней при обеднении и ксерофитизации состава трав, на менее дренированных местах происходит частичное или полное замещение дриады ивой полярной (*Salix polaris*), усиливается роль *Luzula nivalis*, *Deschampsia brevifolia*, *Ranunculus nivalis*. Верхняя граница дриадовых сообществ повышается с востока на запад — от 250—300 до 400 м, а в среднем течении р. Фадьюкуда иногда и 450 м над ур. м. Выше дриадовые тундры сменяются травяными. На щебнистых грунтах преобладают ивково-мохово-сиверсиевые (*Novosieversia glacialis – Rhytidium rugosum + Abietinella abietina – Salix polaris*) куртинные тундры (покрытие 15—20 %), с обилием мелкотравья (*Poa pseudoabbreviata*, *Saxifraga cespitosa*, *S. nivalis*, *Draba pauciflora*, *D. alpina*), обычны *Papaver polare* (местами доминирует), *Potentilla uniflora*. Покрытие растительности — 10—15 % и ниже. На участках с выветренным субстратом выше 300 м развиты щучково-ивково-моховые (*Tomentypnum nitens + Sanionia uncinata – Salix polaris – Deschampsia brevifolia*) куртинные тундры с покрытием 25—35 %. Верхний (свыше 600 м) пояс представлен разреженными фиппсиево-моховыми (*Distichium inclinatum*, *Dicranoweissia crispula*, *Phippsia algida*, мелкотравье) структурными сырыми тундрами, а на щебнистых выпуклых вершинах — лишайниковыми гольцовыми пустынями. Выше 800 м (такие высоты есть только на востоке) растительность вообще отсутствует.

Для уступов склонов и подножий нагорных террас на всех высотных уровнях характерны небольшие висячие болотца, в растительности которых преобладают эвтрофные мхи *Cinclidium stygium*, *Bryum cryophilum*, а также некоторые травы — в верхних поясах наиболее обычны *Carex arctisibirica*, *Saxifraga cernua*, *Cardamine bellidifolia*, *Ranunculus nivalis*; в нижних к ним присоединяются *Carex lachenalii*, *Minuartia stricta*, *Pedicularis albolabiata*. В нивальных нишах карбонатных склонов обычны также *Carex redowskiana*, *C. atrofusca*, *Equisetum variegatum*.

На внутригорных крутых склонах южной экспозиции выше 100—150 м моховые тундры сменяются разнотравно-дриадовыми и разнотравно-мохово-кассиопейными тундрами с богато-разнотравными, иногда криофильно-степными лугами или участками степоидов (Кожевников, 1989); здесь обычны также скальные выходы с небольшими нивальными нишами под ними. Флористически это наиболее богатые участки, здесь на одном склоне может встретиться до 60—70 видов только сосудистых растений, именно здесь отмечено большинство реликтовых популяций редких видов. Моховой покров развит слабо, в большей степени в кассиопейниках (*Hylocomium splendens*, *Tortula ruralis* и др.), для которых характерны *Carex quasivaginata*, *C. melanocarpa*, *C. misandra*, *Draba pilosa*, *D. pseudopilosa*, *Cardamine bellidifolia*.

Богато-разнотравные криофильно-степные луга — это реликтовые сообщества, сохранившиеся в горах со времени одного из голоценовых потеплений. Наиболее часто они встречаются в западной части гор Бырранга, но довольно обычны и в других, хотя и представлены на меньших площадях. Чаще всего они приурочены к инсолированным южным склонам каньонов, встречаются и на более открытых склонах, но здесь состав их беднее, участие видов криофитно-степного комплекса меньше, обычна примесь дриады и ивы полярной. Это довольно сомкнутые фитоценозы, в которых доминируют мелкодерновинные злаки — *Poa glauca* s. l., *Festuca viviparoidea*, *F. auriculata*, иногда *Elymus* spp., *Trisetum spicatum*, *Koeleria asiatica*, много разнотравья — *Papaver pulvinatum*, *Potentilla prostrata*, *Rumes pseudooxyria*, *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Pedicularis amoena*, *Polemonium boreale*, *Delphinium middendorffii*, *Arnica iljinii*, *Tephroseris tundricola* и др. В отдельных местах были встречены редкие для гор *Thymus extremus*, *Carex fuscidula*, *Kobresia simpliciuscula*, *Dianthus repens*, *Astragalus frigidus*, *Potentilla anachoretica*, *Calamagrostis purpurascens*, *Eremogone formosa*.

На скальных выходах пышно произрастают петрофильные злаки и разнотравье — *Rhodiola rosea*, *Potentilla uniflora*, *Cystopteris dickieana*, *Hierochloë alpina*, *Artemisia sericea* и др. В глыбовых развалах, особенно по нижней периферии склонов, обычны

скальные папоротники (*Dryopteris fragrans*, *Cystopteris fragilis*), ивы (*Salix lanata* s. l., *S. hastata*, *S. arctica*). На защищенных теплых подножиях крутых щебнистых склонов часто встречаются обычные для более южных районов эрикоидные кустарнички, приобретающие в горах характерные простратные формы, — *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. minus*, *Empetrum subholarcticum*. Под скалами и уступами склонов, где скапливается большое количество медленно тающего снега, обычны группировки нивального мелкотравья (*Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga hyperborea*, *Cochlearia arctica*, *Phippsia algida*), по их периферии развиты моховые кассиопейники.

В западной части гор на крутых южных склонах были встречены реликтовые заросли ольховника (*Duschekia fruticosa*), ближайшие южные точки произрастания которого отстоят от гор на 300 км. Куртины ольховника налагаются на окружающую растительность, при этом образуют специфичную структуру. Это очень густые заросли высотой 70—80 см, окруженные также зарослями ерника, багульника, иногда голубики, обильна *Pyrola grandiflora*, часто встречаются мезоксерофильные осоки (*Carex macrogyna*, *C. rupestris*, *C. ledebouriana*), в моховом покрове — *Hylocomium splendens*, *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*.

По контакту нижнего и среднего поясов в местах избыточного проточного увлажнения на сырых каменистых эвтрофных шлейфах встречаются специфичные мохово-травяные эвтрофные сообщества (*Carex concolor*, *Eriophorum callitrix*, *Juncus biglumis*, *Cardamine microphylla*, *Minuartia stricta*, *Oxytropis mertensiana*, *Gastrolychnis apetala*) с моховым покровом из *Cinclidium stygium*, *Campylium stellatum*, *Orthothecium chryseon*, *Bryum cryophilum*, на востоке гор в таких местах обилен *Poa paucispicula*.

На высоте 250—350 м относительно сомкнутая растительность крутых склонов сменяется разнотравными агрегациями на осыпях с проективным покрытием растительности от 30—40 внизу до 1—5 % вверху, на высоте 400—500 м. Здесь обычны длиннокорневищные или дерновинные растения, способные закрепляться на нестабильном субстрате — *Artemisia borealis*, *Poa glauca*, *Cardaminopsis petraea*, *Novosieversia glacialis*.

Особо следует коснуться растительного покрова участков, сложенных известняками разной выветренности. Выпуклые вершины их практически лишены растительности, здесь встречаются лишь отдельные, наиболее приспособленные мелкие травы (*Saxifraga oppositifolia*, *Braya purpurascens*, *Carex rupestris*), часты распластанные и уродливые кустики *Salix arctica*, угнетенные шпалеры дриады. На более задернованных плоских вершинах и склонах обычны разнотравно-осоково-дриадовые куртинные тундры с покрытием до 50 %, доминируют *Dryas punctata*, *Carex rupestris*, *C. misandra*, виды рода *Oxytropis*, мхов мало, только под куртинами дриады встречаются *Abietinella abietina*, *Tortula ruralis*. Флористический состав довольно богат, здесь обычны *Lesquerella arctica*, *Deschampsia borealis*, *Draba macrocarpa*, *D. alpina*, *Parrya nudicaulis*, *Braya* spp., *Taraxacum phymatocarpum*, *Papaver polare*, *Thalictrum alpinum*, *Oxytropis putoranica* и др., на сырых участках известковых склонов — *Carex redowskiana*, *C. atrofusca*, *Puccinellia byrrangensis*, *Equisetum variegatum*, *Oxygraphis glacialis*. Изредка встречаются участки степоидов с доминированием *Poa glauca* s. l., *Festuca viviparoidea*, *Elymus* sp., мелких осоковых (*Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*), криоксерофильного разнотравья — *Astragalus tolmaczevii*, *Dianthus repens*, *Eremogone formosa* и др., иногда *Artemisia sericea*. Облигатная кальцефилия в горах Таймыра — явление редкое, но растений, предпочитающих известняки, растущих и на других субстратах, довольно много, возможно, это связано с благоприятными термическими условиями и относительным богатством субстрата.

В развитых долинах рек и ручьев растительность дифференцируется по их структурным элементам. Периодически заливаемые галечники и валунники заняты группировками петрофитов, постоянно разрушаемых паводками. На местах, заливаемых редко и ненадолго, формируются сомкнутые сообщества лугового типа с обилием *Leymus interior*, *Chamaenerion latifolium*, *Oxytropis middendorffii*, *Astragalus*

subpolaris, *A. tolmaczevii*, на более сырых участках — травяные низкие ивнячки из *Salix reptans*. На самых высоких уровнях поймы развиты красочные дриадово-разнотравные тундры с обилием *Festuca richardsonii* и тех же видов разнотравья. Флористический состав их очень богат, в нем сочетаются как эрозиофилы (*Cardaminopsis petraea* s. l., *Noccaea cochleariforme*, *Artemisia borealis*), так и луговые виды (*Pedicularis amoena*, *P. villosa*, *Oxytropis karga*). По мере повышения базиса эрозии они сменяются дриадово-моховыми тундрами, часто с низкорослыми ивами (*Salix reptans*, *S. lanata* s. l.) и сплошным покровом мхов, часть луговых видов при этом выпадает и состав обедняется. Наконец, вдоль тылового шва пойменных террас и на самих террасах обычны полигональные болота разных стадий развития — от гомогенных осоковых и валиковых до реликтовых плоскобугристых комплексов с сухими буграми, покров которых сложен *Polytrichum strictum*, иногда с густыми кустарниковыми зарослями (*Salix pulchra*, *Betula nana*) и мокрыми понижениями с травяным покровом.

В долинах и на конусах выноса некоторых ручьев, в основном в зоне южного макросклона, были встречены высокие (до 2.5 м), по-видимому реликтовые, ивняки *Salix alaxensis*, *S. lanata* s. l., *S. glauca*, иногда растущие прямо на галечниках, иногда — на прилегающих участках поймы. Из-за высокой сомкнутости кустарников травяной покров почти не развит, но между ними имеются разнотравно-злаковые лужайки из *Poa alpigena*, *Calamagrostis lapponica*, *Bromopsis pumpelliana*, *Ranunculus propinquus*, *Taraxacum ceratophorum*, *Potentilla stipularis*, *Valeriana capitata* и др. (Поспелова, Поспелов, 2000).

Растительность гляциально-морских равнин на всем протяжении ПГЭ представлена типичными дриадово-осоково-моховыми тундрами, на западе они имеют более «южный» облик — значительно участие в плакорных сообществах невысоких кустарников ив, а часто и березки. На востоке березка встречается только на пологих шлейфах склонов, на плакорах меньше ив, состав зональных сообществ несколько беднее. На южных склонах речных и озерных берегов, гляциальных останцов и морских террас обычны участки разнотравных лугов с *Poa glauca*, *Carex spaniocarpa*, *Arnica iljinii*, *Thymus extremus*, *Potentilla nivea* и др. На обрывах меловых песков северного побережья оз. Таймыр и вдоль р. Верхней Таймыры развиты сообщества с обилием псаммофитов — *Cerastium arvense*, *Lychnis sibirica* s. l., *Papaver pulvinatum*, *Salix nummularia* и др. На береговых обнажениях солоноватых морских глин обильны виды родов *Puccinellia*, *Elymus*, *Deschampsia*, обычны *Braya purpurascens*, *Erysimum pallasii*, *Taraxacum phymatocarpum*, *T. platylepium*, встречающиеся в горах на известняках.

В аллювиальных депрессиях ПГЭ представлены болота всех стадий развития — от гомогенных до плоскобугристых. Растительный покров полигонов сложен тундровыми и болотными гигрофитами (*Carex concolor*, *Eriophorum* spp., *Dupontia fisheri*), в водоемах обильны *Pleuropogon sabinii*, *Ranunculus pallasii*, *R. gmelinii*, *Batrachium eradicatum*, иногда *Myriophyllum sibiricum*, *Sparganiun hyperboreum*. Валики и бугры травяно-моховые, иногда с густым кустарниковым покровом. На контакте с горами по валикам развитых полигональных болот обильны луговые виды — *Astragalus frigidus*; *A. norvegicus*, *Hedysarum arcticum*. На высоких участках поймы и бровках террас встречаются развеваемые пески с дюнным микрорельефом. Для них свойственно обилие таких неординарных видов, как *Oxytropis adamsiana*, *Lychnis sibirica* s. l., *Dianthus repens*, *Alyssum obovatum*, только здесь в бассейне р. Бикада найдена популяция *Poa lanata*, в сырых местах обильна *Kobresia sibirica*. На низких поймах обычны вейниковые и щучковые луга, группировки *Artemisia borealis*, местами заросли *Juncus arcticus*. По высоким поймам и тыловому шву развиты заросли *Salix lanata* с обильным разнотравьем — *Tanacetum bipinnatum*, *Taraxacum lateritium*, *Ranunculus borealis*, *Lagotis minor*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis verticillata* и др.

Общая характеристика флоры. Флора сосудистых растений обследованного участка гор составляет 386 видов и подвидов, относящихся к 122 родам и 44 семействам. Видовое разнообразие снижается при переходе от гор к равнине: флора

ТАБЛИЦА 1

Таксономические спектры горной флоры
(числитель — абсолютное число, знаменатель — место)

Таксоны	Флора гор в целом	Секторы			Ландшафты		
		западный	центральный	восточный	горный	гляциально-морская равнина ПГЭ	аллювиальная депрессия ПГЭ
				Семейства			
Poaceae	65/1	59/1	55/1	57/1	59/1	54/1	46/1
Brassicaceae	42/2	40/2	37/2	38/2	40/2	39/2	33/2
Asteraceae	36/3	31/3—4	25/3	33/3	33/3	31/3	25/4
Cyperaceae	32/4	31/3—4	21/5	27/4	29/4	28/4	24/5
Caryophyllaceae	28/5	27/5	23/4	23/5	23/5	23/5	27/3
Ranunculaceae	23/6	22/6	15/6—8	20/6	18/7	18/6	19/6
Rosaceae	20/7	19/7	15/6—8	14/8	19/6	15/7	13/8—10
Saxifragaceae	17/8	16/8	15/6—8	17/7	16/8	16/8	14/7
Fabaceae	15/9	15/9	11/9	13/9	15/9	12/9—10	13/8—10
Scrophulariaceae	14/10	14/10	10/10—11	11/10—11	13/10	12/9—10	13/8—10
Salicaceae	12/11	12/11	10/11—11	11/10—11	12/11	11/11	11/11
				Роды			
Draba	23/1	22/1	21/1	22/1	22/1	21/1	18/1
Carex	22/2	21/2	13/3	18/2	19/2	18/2	14/2—3
Ranunculus	16/3	15/3—4	9/6—9	15/3—4	11/8—10	13/4	14/2—3
Taraxacum	15/4—5	12/7—9	9/6—9	13/5	14/4—5	11/5—6	7/8—10
Saxifraga	15/4—5	15/3—4	14/2	15/3—4	15/3	14/3	13/4
Poa	14/6—7	13/6	10/5	12/6	12/6—7	10/7—9	8/7
Potentilla	14/6—7	14/5	11/4	11/7—8	14/4—5	10/7—9	7/8—10
Papaver	12/8—10	12/7—9	8/10	8/10	11/8—10	8/10	7/8—10
Pedicularis	12/8—10	11/10	9/6—9	10/9	11/8—10	10/7—9	11/5—6
Salix	12/8—10	12/7—9	9/6—9	11/7—8	12/6—7	11/5—6	11/5—6

горного ландшафта составляет 348 таксонов, ПГЭ — 347 видов (в том числе предгорной гляциально-морской равнины — 337, предгорных аллювиальных депрессий — 305). На расположенных южнее равнинах отмечен 271 вид, т. е. разнообразие увеличивается по направлению к горам. Обогащение флоры как на западе, так и на востоке, возможно, обусловлено наличием контакта гор с обширной предгорной равниной и наличием крупных южных притоков, в то время как центральная часть отграничена от нее акваторией оз. Таймыр.

Состав ведущих семейств и родов горных флор отличается от флор равнинных тундр лишь порядком расположения (табл. 1). Так, по сравнению с равнинными типичными тундрами выше роль семейств *Asteraceae*, *Cyperaceae*, что свойственно скорее более южным подзонам, но сохраняется высокое разнообразие семейств *Brassicaceae* и *Caryophyllaceae*, это более «северные» черты. Первые 3 места в родовом спектре занимают *Draba*, *Carex* и *Ranunculus* — растения арктических флор, но в то же время широко представлены *Potentilla*, *Taraxacum*, *Pedicularis* и *Salix*, что более характерно для флор умеренно арктических. В то же время богатство семейств *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Papaveraceae*, родов *Potentilla*, *Papaver*, *Oxytropis* (8), *Artemisia* (5) подчеркивает континентальный характер флоры и является скорее специфической горной чертой. Видовое богатство большинства семейств (*Poaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Scrophulariaceae*) закономерно увеличивается с востока на запад, у других оно равномерно возрастает к западу и востоку, снижаясь

ТАБЛИЦА 2

Географический спектр флоры гор в целом, отдельных секторов и ландшафтов (%)

Географические элементы	Флора гор в целом	Секторы			Ландшафты		
		западный	центральный	восточный	горный	гляциально-морская равнина ПГЭ	аллювиальная депрессия ПГЭ
Широтно-зональные элементы							
Арктический	18.7	17.4	18.6	18.6	18.0	17.2	15.1
Метаарктический	27.5	27.4	29.8	30.2	29.4	28.7	27.2
Аркто-альпийский	19.4	20.1	22.0	20.4	21.1	21.1	21.1
Криофиты; всего	**65.6**	**64.9**	**70.4**	**69.2**	**68.5**	**67.0**	**63.4**
Гипоарктический	12.7	12.2	10.6	11.5	11.4	12.5	13.7
Гипоаркто-монтанный	9.1	9.5	8.5	9.1	8.4	9.2	10.1
Гемикриофиты; всего	**21.8**	**21.7**	**19.1**	**20.6**	**19.8**	**21.7**	**23.8**
Арктобореальный	6.7	7.1	7.8	6.7	7.0	7.4	8.1
Арктобореально-монтанный	1.3	1.4	0.7	1.2	1.4	0.9	1.0
Бореальный	3.3	3.4	0.3	0.9	2.2	1.8	2.4
Полизональный	1.3	1.3	1.7	1.4	1.1	1.2	1.3
Некриофиты; всего	**12.6**	**13.2**	**10.5**	**10.2**	**11.7**	**11.3**	**12.8**
Долготные группы							
Циркумполярный	37.0	38.0	41.8	41.2	37.6	39.8	42.6
Космополитный	0.5	0.5	0.7	0.6	0.6	0.6	0.3
Евроазиатско-американский	1.3	1.4	1.4	1.2	1.4	1.5	1.0
Азиатско-американский	9.1	8.7	9.2	8.8	8.7	8.6	7.0
Западноевроазиатский	1.5	1.4	1.4	1.2	1.7	1.5	1.1
Евроазиатский	16.3	16.6	13.9	14.6	14.6	15.7	17.8
Азиатский	12.9	13.3	14.3	13.7	13.8	13.9	14.4
Восточноазиатский	21.4	20.1	17.3	18.6	21.6	18.4	15.8

в центральном секторе (*Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*), лишь сем. *Saxifragaceae* имеет почти одинаковую численность во всех секторах. Что касается изменений таксономического спектра по ландшафтному градиенту (горы—предгорные равнины—предгорные депрессии), то видовое разнообразие семейств *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, родов *Carex*, *Draba* и особенно *Taraxacum*, *Potentilla*, *Papaver*, *Poa* резко снижается при переходе от горного ландшафта к равнинам предгорий, увеличение разнообразия в депрессиях ПГЭ наблюдается только у сем. *Caryophyllaceae* и рода *Ranunculus*, особенно на западе.

В составе широтно-зональных географических элементов преобладают виды криофитной фракции — 67 %, но в то же время достаточно высока роль гипоарктического и бореального элементов — 22 и 11 % (табл. 2). Доля криофитов увеличивается с запада на восток по мере повышения степени континентальности климата, на западе же выше доля гипоарктических и бореальных видов (34 % в сумме), проникающих по долинам рек довольно далеко в горы. По мере удаления от гор снижается доля видов криофитной фракции, особенно эварктов, и соответственно увеличивается доля гипоарктических видов, количество бореальных видов возрастает незначительно.

Характерно, что в западной части доля гипоарктических видов во флорах ландшафтов гор и предгорных гляциальных равнин выше, чем в аллювиальном, за счет значительного проникновения их в горы по долинам, а в восточной, наоборот, доля гипоарктов выше всего во флоре аллювиальной депрессии, во флоре гор она наименьшая. Это может быть связано со многими причинами — более суровым климатом гор в этой части, возможно, с более молодым возрастом флоры гор восточного сектора, которая еще не полностью сформировалась после сброса лагунно-морского бассейна, существовавшего на месте современной озерно-аллювиальной депрессии и прекратившего существование после прорыва р. Бикады в оз. Таймыр, которое имело место предположительно в конце голоценового оптимума (около 6 тыс. лет тому назад). О том, что формирование флоры идет интенсивно на этой территории до сих пор, свидетельствуют результаты ее значительного изменения за последние десятилетия (Поспелов, Поспелова, 2001).

Что касается долготных элементов, то при общем преобладании циркумполярных видов (37 %) довольно значительную роль играют восточно-северо-азиатские (21.4 % против 13.4 % на равнине). На третьем по значимости месте стоят виды с евроазиатским типом ареала. Доля западного элемента ничтожна. Наибольшая самобытность свойственна горному ландшафту (21.6 % восточно-северо-азиатских видов против 15.8 % в предгорных аллювиальных депрессиях), причем в центральной части она ниже.

Исходя из результатов географического анализа, флору гор Бырранга в целом можно охарактеризовать как умеренно арктическую восточносибирскую континентальную, со значительным участием гипоарктического и бореального элементов.

Экологическая амплитуда и активность. Активность отдельных видов оценить достаточно трудно, поскольку довольно часто в разных секторах и разных ландшафтах она существенно различается. В целом во флоре гор активные виды составляют 30 %. Среди них значительно преобладают виды криофитной группы (80 %), в основном это широко распространенные растения, лишь небольшое число (7 %) активных видов характерно только для горной части в рассматриваемых границах. Наибольшая доля активных гипоарктических и бореальных видов свойственна, как ни странно, восточному сектору — 18 и 10 %. Если же рассматривать активные виды отдельных ландшафтов, то более всего активных гипоарктических видов имеется в ландшафтах предгорий (20 % на западе, 14 % на востоке), а бореальных — в аллювиальных депрессиях — соответственно 14 и 16 %.

К активным относятся преимущественно обычные, широко распространенные тундровые виды (*Dryas punctata*, *Carex arctisibirica*, *Poa alpigena*, *Saxifraga cernua* и др.). Некоторым видам высокая активность свойственна только в горах и в предгорьях, в то время как в более южных равнинных типичных тундрах они становятся стенотопными и малоактивными (*Carex rupestris*, *Chamaenerion latifolium*) или вообще там встречаются крайне редко (*Astragalus tolmaczewii*, *Saxifraga setigera*, *Oxytropis middendorffii*).

Бóльшая же часть видов горной флоры активна только в своих экотопах. Доля стенотопных видов очень высока и составляет до 30—40 % локальных флор, причем часто это узко специализированные экологические эндемики. Эвритопных видов, напротив, очень мало (7—8 % от отдельных локальных флор). Характерно, что с востока на запад как бы увеличивается степень освоенности экотопов — в западных ЛФ преобладают уже гемистенотопные виды и увеличивается доля эвритопных и гемиэвритопных. Все это еще раз подтверждает предположение о большей «зрелости» флоры западного сектора, где миграция между ландшафтами на протяжении голоцена шла интенсивнее в условиях меньшей площади и глубины лагунного бассейна, а климат, по всей видимости, был благоприятнее. Далеко не все стенотопные виды обильны даже в наиболее благоприятных местообитаниях, большинство встречаются спорадически и везде малочисленны, более или менее обильны лишь болотные и лугово-болотные гигрофиты, виды эвтрофных шлейфов, некоторые кальцефилы.

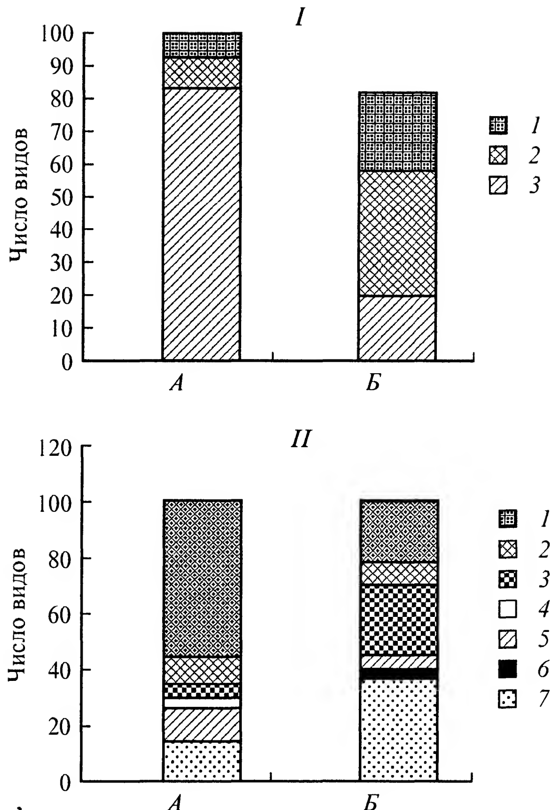


Рис. 2. Соотношение термоклиматических (*I*) и долготных (*II*) фракций в группах горных (*А*) и горно-лесотундровых (*Б*) видов.

I: *1* — некриофиты (бореальные); *2* — гемикриофиты (гипоарктические); *3* — криофиты (арктические и аркто-альпийские) виды. II: *1* — восточноазиатские (включая эндемики); *2* — азиатско-американские; *3* — евроазиатские; *4* — западноевроазиатские; *5* — азиатско-американские; *6* — евроазиатско-американские; *7* — циркумполярные виды.

Особенности распространения. Большинство видов распространены по площади довольно равномерно, встречаясь почти во всёх ЛФ, однако довольно много и редких, отмеченных только в 1 или 2 местах (61 вид или почти 16 % флоры). Почти 70 % видов произрастают как в горах, так и на более южных равнинах типичных тундр. В то же время 78 видов растений (20 % всей флоры) обитают только в горно-предгорной области, не выходя на равнину (не считая случайных заносов). Это реликтовые арктические папоротники, растущие в трещинах и расщелинах скал (*Dryopteris fragrans*, *Cystopteris fragilis*), эвтрофные гигромезофиты *Corydalis arctica*, *Poa paucispicula*, характерный вид горных галечников *Leymus interior*, криофильно-степные кальцефильные растения *Calamagrostis purpurascens*, *Potentilla anachoretica*, *P. pulviniformis*, *Artemisia sericea*. Среди последних довольно много эндемиков как узко таймырских и таймыро-путоранских (*Puccinellia byrrangensis*, *Oxytropis putoranica*), так и более широко распространенных восточносибирских (*Papaver leucotrichum*, *Braya siliquosa*, *Draba pohlei*, *Salix recurvigemmis*) и восточносибирско-американских (*Lesquerella arctica*). В целом географический спектр группы горных видов очень специфичен. Так, циркумполярные виды составляют в ней всего 13 %, а ведущая роль принадлежит восточносибирским — 56 %, включая среднесибирские эндемики (рис. 2, *А*). Тем не менее арктические в широком смысле виды составляют 84 %, т. е. доля некриофитного элемента очень незначительна. Довольно многие из них (37 %) активны в горах и предгорьях, но 20 видов встречены только в виде единичных популяций.

Очень интересная небольшая группа составлена видами (34), распространенными в основном на юге тундровой зоны и южнее, но встречающимися и в горах Бырранга (мы называем их горно-лесотундровыми). Большинство видов представлено единичными популяциями и лишь немногие (*Salix alaxensis*, *Carex redowskiana*) относительно активны. В частности, сюда входят стенотопные виды карбонатных шлейфов, в лесотундре они обильны, но не являются кальцефилами (*Carex redowskiana*, *C. macrogyna*, *Equisetum variegatum*). В отличие от предыдущей в этой группе резко преобладают гипоарктические и бореальные виды, явно пришедшие сюда с юга в более теплые исторические периоды и в настоящее время реликтовые, кроме того, почти все эти виды встречаются спорадически (рис. 2, *Б*). Это лугово-кустарниковые мезофиты *Calamagrostis langsdorffii*, *Duschekia fruticosa*, *Trollius asiaticus*, *Veratrum misae*, мезо-гигрофиты *Pinguicula algida*, *Equisetum scirpoides* и др. Мы рассматриваем их как реликты эпохи одного из термических оптимумов, когда лиственничные редколесья вместе с сопутствующей им флорой доходили до южных окраин гор Бырранга (Антропоген..., 1982). Вопрос лишь в том, к какому именно оптимуму правильнее отнести становление горных популяций этих видов. Общепринято относить флористические реликты подобного рода к голоценовому оптимуму (6—8 тыс. лет тому назад), но, по нашему мнению, это реликты более раннего, каргинского межледниковья — времени расцвета мамонтовой фауны (согласно датировкам — около 25—35 тыс. лет тому назад). Судя по некоторым палеогеографическим данным (Макеев, Бердовская, 1973), лесная и вообще более южная растительность в это время была достаточно далеко продвинута на север, но последующей мощной трансгрессией была уничтожена на всем протяжении между горами и южной частью Таймырской низменности. Закрепившись в экологических рефугиумах — горных долинах, на защищенных инсолированных склонах, по берегам остаточных лагунно-озерных бассейнов, просуществовавших до среднего голоцена, гипоарктические и бореальные виды вполне могли пережить здесь последующее сартанское оледенение. Во время голоценового оптимума на их основе в горах и предгорьях (в основном на западе) формировалась кустарниковая растительность, реликты которой (высокие ивняки, ольховники, богато-разнотравные луга) мы наблюдаем и в настоящее время. По всей видимости, на востоке в период сартанского похолодания климат был более суровым, возможно там было оледенение горно-долинного типа, в то время как на западе оно скорее всего носило фрагментарный характер. Поэтому здесь большинство популяций этих видов немногочисленны, а фрагменты сформированных ими сообществ встречаются реже и на меньших площадях.

Другая интересная группа — обнаруженные в горах Бырранга изолированные, по всей вероятности, реликтовые популяции ряда растений, основной ареал которых располагается восточнее — от низовий р. Лены до гористых районов Чукотки (у некоторых есть также изолированные популяции в горах Путорана). Они представлены типично горными, иногда криофильно-степными, часто умеренно кальцефильными видами — *Calamagrostis purpurascens*, *Potentilla anachoretica*, *P. pulviniformis*, *Artemisia arctisibirica*, *Taraxacum lenense*, *T. uschakovii,* или более гигрофильными — *Corydalis arctica*, *Papaver schamurinii*, *Poa paucispicula.* Вероятнее всего, они появились и закрепились здесь в условиях сухого и холодного климата позднезырянского времени — в период существования плейстоценового сухопутного моста, когда по осушенному шельфу шел интенсивный флористический обмен между Аляской и восточной Сибирью (Толмачев, Юрцев, 1970).

Таймырские и таймыро-путоранские эндемики (возможно, более молодые) — *Puccinellia byrrangensis*, *P. gorodkowii*, *Taraxacum byrrangica*, *T. taimyrense*, *Oxytropis tichomirowii* — почти все связаны с горами и предгорьями. Можно предположить, что в условиях крайнего разнообразия экотопологических условий и специфического мезоклимата гор Бырранга здесь имеется современный очаг видообразования, хотя это вопрос дискуссионный. Во всяком случае, гибридогенные формы во многих родах (*Draba*, *Potentilla*, *Salix* и др.), экоморфы, мутанты типа махровых маков и лютиков, наблюдаются здесь гораздо чаще, чем в равнинных тундрах. Некоторые сборы

представлены настолько своеобразными формами, что часто не поддаются определению даже монографами, возможно, это еще не описанные таксоны (роды *Taraxacum*, *Elymus* и др.).

Определенные закономерности имеются и в распространении видов в западно-восточном направлении. Многие виды явно тяготеют к западной (юго-западной) части гор — на равнине они имеют более широкий ареал, из них наиболее западный — *Poa alpina*, отмеченный М. В. Соколовой (1982) в районе р. Шайтан (94° в. д.). Не встречается восточнее р. Фадьюкуда (96.5° в. д.) 8 видов — южные *Trollius asiaticus*, *Polemonium acutiflorum*, *Pinguicula algida*, а также изолированные популяции некоторых видов (*Carex duriuscula*, *C. ledebouriana*, *Papaver schamurinii*, *Eritrichium sericeum* s. str. и др.). Еще восточнее, в бассейне рек Дябака-тари и Большая Боотанкага (97.5° в. д.), проходит восточная граница распространения в горах *Castilleja arctica*, *Claytonia joanneana* и *Elymus subfibrosus*; несколько далее, до оз. Левинсон-Лессинга (99° в. д.), продвигаются *Rumex lapponicus*, *Eremogone formosa*, *Astragalus frigidus*, *Braya siliquosa*. 5 видов отмечено в западной части северного побережья оз. Таймыр и правобережья р. Нижней Таймыры (101° в. д.) — *Delphinium middendorffii*, *Hedysarum dasycarpum* и др. Напротив, только в восточной части гор (на запад до р. Оленьей — северо-восточное побережье оз. Таймыр, 103° в. д.) встречены *Endocellion glaciale*, *Taraxacum platylepium*, *Puccinellia palibinii*, на 106° в. д. — единственные популяции *Taraxacum uschakovii* и *Poa lanata*.

Более показательно изменение с запада на восток встречаемости и ценотической роли отдельных видов — к востоку заметно усиливается активность *Trisetum agrostideum*, *Arctagrostis arundinacea*, *Poa paucispicula*, *Oxytropis sordida*, *Artemisia furcata*, напротив, на западе значительно активнее *Carex macrogyna*, *C. redowskiana*, *Salix hastata*, *Oxytropis karga*, *Tephroseris tundricola*, *Elymus vassiljevii*, *Dryopteris fragrans*.

Интересна группа видов (27), в распространении которых имеется дизъюнкция между западной и восточной частями территории, — только в бассейне р. Бикады на востоке и р. Фадьюкуда на западе встречены *Tofieldia pusilla*, *Duschekia fruticosa*, *Corydalis arctica*, *Oxytropis adamsiana*, *Potentilla pulviniformis*. Несколько меньше дизъюнкция — от р. Бикады до бассейна оз. Левисон-Лессинга — у *Trisetum litorale*, *Erigeron silenifolius*, *Crepis nana*; обильные как на востоке, так и на западе *Pedicularis oederi*, *Eriophorum brachyantherum*, *Carex rotundata*, *Kobresia sibirica* — в центре единичны.

Причина подобных разрывов ареала в некоторых случаях кроется в особенностях ландшафтной структуры и отсутствии подходящих экотопов, но далеко не всегда. Так, отсутствие во внутригорных частях территории *Ranunculus propinquus*, *Polemonium boreale*, *Empetrum subholarcticum*, *Astragalus norvegicus*, *Potentilla stipularis*, *Cerastium jenisejense* вполне может быть объяснено экологическими свойствами этих луговых и относительно хионофильных видов, как и строгая приуроченность к внутригорным участкам облигатных петрофитов *Oxytropis putoranica*, *Poa abbreviata*, *P. jordalii*, *Oxygraphis glacialis*, *Papaver leucotrichum*, *Potentilla anachoretica*, *Artemisia sericea*. Для многих базифильных видов разрывы могут объясняться отсутствием массивов известняков. Однако часто виды отсутствуют и при наличии подходящих экотопов. Это особенно бросается в глаза, когда речь идет о растениях, в целом обычных и широко распространенных, например *Carex maritima*, *Pedicularis oederi*, *Tanacetum bipinnatum*. Возможно, разрыв ареалов в центре — также следствие определенных моментов истории голоцена, когда по той или иной причине миграция растений в западно-восточном направлении была затруднена, но скорее он объясняется более простой ландшафтной структурой и выхолаживающим воздействием акватории оз. Таймыр.

На основе проведенного анализа можно прийти к выводу о возможности разделения территории на отдельные флористические выделы, ранг которых пока не вполне ясен. Согласно флористическому районированию Арктики (Юрцев и др., 1978), Таймыр относится к особой подпровинции Восточно-сибирской провинции. Мы

считаем, что горы Бырранга вместе с предгорьями в силу специфичности своей флоры достойны выделения в особый флористический округ, дифференциальными для которого можно считать все виды, не встречающиеся в равнинной части подпровинции — это уже упоминавшиеся 78 таксонов, в том числе указанные выше эндемики и субэндемики. В широтном направлении округ разделяется на горную и предгорную части, а в меридиональном — на несколько секторов. По структуре флоры, наличию дифференциальных и кодифференциальных видов, а также по физико-географическим условиям довольно четко выделяются 3 сектора (рис. 1).

1. Западный сектор (З) — от верховий р. Верхней Таймыры до истоков р. Нижней Таймыры. Горный район с высотами до 600 м. Во флоре наиболее значительна доля гипоарктического элемента (по сравнению с более восточными районами), растительность нижнего пояса можно отнести к южному варианту типичных тундр. Флористически наиболее богат — 367 видов, собственно в горах — 334. Характерно наличие значительного числа изолированных от основного ареала популяций южных видов, а также реликтовых сообществ ольховника. Наиболее значительно (35 %) участие во флоре гипоарктических и бореальных видов, ниже всего доля криофитов. Западные дифференциальные виды — *Artemisia sericea*, *Potentilla anachoretica*, *Claytonia joanneana*, *Braya siliquosa*, *Eremogone formosa*, *Rumex lapponicus*, *Castilleja arctica*, *Polemonium acutiflorum*, *Astragalus frigidus*, восточные кодифференциальные (единично заходящие в центральный район, но отсутствующие в восточном) — *Delphinium middendorffii*, *Calamagrostis purpurascens*, *Hedysarum dasycarpum*, *Rumex pseudoxyria* и др. По сравнению с востоком активность выше у *Carex rariflora*, *C. redowskiana*, *C. macrogyna*, *Elymus vassiljevii*.

2. Центральный сектор (Ц) — от р. Нижней Таймыры вдоль всего северного побережья оз. Таймыр и до отрогов Восточного нагорья. Переход от горных массивов к предгорьям постепенный, небольшие участки глыбовых развалов и долины горного типа распространены по всей предгорной равнине. Растительность нижнего пояса представлена типичными кустарничково-осоково-моховыми тундрами, участие кустарников невелико. Видовое богатство ниже — 293 вида, видимо за счет отсутствия контакта с южными равнинами. Во флоре наиболее высокий процент криофитов (70 %), особенно в группе активных видов — 84 %, активность видов гипоарктической и бореальной фракций понижена. Дифференциальные таксоны, как таковые, отсутствуют. Западные кодифференциальные виды соответствуют восточным кодифференциальным предыдущего района. Восточные кодифференциальные виды — *Endocellion glaciale*, *Draba taimyrensis*, *Taraxacum platylepium*, *Puccinellia palibinii*. Негативно-дифференциальные виды — *Trisetum litorale*, *Tanacetum bipinnatum*, *Erigeron silenifolius*, *Corydalis arctica*, *Oxytropis adamsiana*, единичны *Pedicularis oederi*, *Kobresia sibirica*, *Carex rotundata*.

Центральный сектор в большей степени тяготеет к востоку, чем к западу, хотя и незначительно — коэффициент сходства В : Ц = 85 % против З : Ц = 81 %.

3. Сектор Восточного нагорья (В) с прилегающими предгорьями — наиболее высокогорный район гор Бырранга, с очагом современного оледенения, вершинами альпинотипного характера, глубокими долинами рек. На юге включает систему Киряка-Тас, таким образом, обширная депрессия с р. Бикадой обогащена видами некриофитной фракции, в силу защищенности территории как с севера, так и с юга. В горных долинах встречаются те же реликтовые ивняки, что и в Западном секторе, по долинам в горы довольно далеко проникает березка, по склонам гор встречаются участки лугов, т. е. растительность хотя и несколько беднее западной, но богаче, чем в Центральном секторе. Видовое богатство выше, чем в центре, но несколько ниже, чем на западе, — 329 видов, в том числе в горном районе — 291. По географическому спектру флора близка к флоре Центрального сектора, но доля криофитов ниже, хотя и выше, чем в Западном секторе, — 69 %. Тем не менее в группе активных виды геми- и некриофитной фракции составляют наибольший процент среди флор всех 3 секторов (27.6 %). Западные кодифференциальные виды соответствуют восточным кодифференциальным предыдущего района. Дифференциальные виды этого сектора

все представлены единичными популяциями — *Poa lanata*, *Carex spaniocarpa*, *Taraxacum korjakorum*, *T. uschakowii*. Гораздо нагляднее факт резкого увеличения активности в этом секторе таких видов, как *Arctagrostis arundinacea*, *Poa paucispicula*, *Trisetum agrostideum*, *Artemisia furcata*, *Oxytropis sordida*.

Выводы

1. Высокая специфичность флоры горной системы Бырранга, формировавшейся в условиях, которые были резко контрастными по отношению к окружающим равнинам в течение всего голоцена, насыщенность ее экологически специализированными видами, отсутствующими на равнине, особенности географической структуры позволяют ставить вопрос о выделении этой территории в качестве самостоятельного округа в системе флористического районирования. При этом территория его принимается в границах горной страны вместе с участком предгорной равнины — экотонной зоны, флора которой значительно обогащена видами горного генезиса по сравнению с лежащими южнее равнинными типичными тундрами.

2. Состав и структуры флор горного, предгорного и аллювиального предгорного ландшафтов, несмотря на их контрастность, изменяются достаточно постепенно. Рассчитанные с учетом активности коэффициенты сходства флор между горами и предгорным экотоном, с одной стороны, и между последним и равнинными тундрами, с другой — практически равны и составляют 84 и 83 % соответственно, сходство между горами и равнинами меньше — 73 %. Тем не менее, на наш взгляд, флору предгорного экотона следует относить к горам, хотя бы исходя из того факта, что видов, не выходящих в равнинные типичные тундры, в 3 раза больше, чем видов, не заходящих в горы (66 против 18).

3. Наличие во флоре гор Бырранга изолированных популяций видов, значительно оторванных от основного ареала и находящихся здесь на северной и западной границах последнего, обусловлено историческими причинами — расселением восточноазиатско-американских видов по осушенному шельфу в один из периодов регрессии моря в плейстоценовое время, а также наличием растительности типа современной лесотундровой в одном из теплых периодов плейстоцена, реликты которой, пережившие морские трансгрессии и последующие похолодания, сохранились в горах Бырранга до настоящего времени.

4. Анализ распределения видов в меридиональном направлении позволяет выделить 3 сектора, различающиеся по наличию дифференциальных и кодифференциальных видов — западный, восточный и центральный, причем последний по всем признакам следует считать промежуточным — здесь наблюдается общее обеднение флоры, увеличение доли и активности видов криофитной группы, а также выпадение ряда видов, обычных как на западе, так и на востоке, или резкое снижение их активности. Отчасти это может быть связано с более благоприятными условиями западного сектора гор, но скорее всего причина кроется в ландшафтной структуре центральной части — меньше экотопологическое разнообразие, нет широких речных долин, отсутствует контакт с равнинными тундрами, к тому же акватория оз. Таймыр оказывает выхолаживающее воздействие на прилегающую предгорную равнину.

5. Высокое видовое богатство, наличие наиболее продвинутых к северу популяций гипоарктических и бореальных видов, многочисленных участков реликтовых ивняков и ольховников, ерниковых тундр, плоскобугристых комплексов с относительно высокой мощностью торфяного горизонта, участков криофильно-степных лугов в западном секторе гор Бырранга указывают на то, что условия для развития растительности складывались здесь наиболее благоприятно в течение позднего плейстоцена и голоцена. Вопреки мнению, что последнее покровное оледенение закрывало западную часть гор Бырранга, а на востоке в это же время оледенение было горно-долинным, особенности флоры подтверждают лишь вторую часть данного постулата и указывают на отсутствие ледникового щита в западной части гор.

Благодарности

Благодарим сотрудников Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН Т. М. Королеву, В. В. Петровского, О. В. Ребристую, Б. А. Юрцева за ценные консультации и постоянное внимание к работам флористов Таймырского заповедника. Работа выполнена частично при поддержке гранта ГЭФ «Сохранение биологического разнообразия РФ».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.,1977. 187 с.

Антропоген Таймыра. М., 1982. 184 с.

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Игнатов М. С., *Афонина О. М.* Список мхов территории бывшего СССР // «Arctoa». 1992. Т. 1. С. 1—85.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна р. Малахай-Тари (юго-восток гор Бырранга) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1362—1371.

Кожевников Ю. П. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток, 1989. 308 с.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 39—51.

Ландшафтная карта СССР. М. 1 : 2 500 000. М., 1985.

Макеев В. М., *Бердовская Г. Н.* Стратиграфия средне-верхнечетвертичных отложений берега Прончищева и прилегающей части гор Бырранга // Природа полярных стран. Тр. Аркт. и Антаркт. НИИ. Л., 1973. Т. 318. С. 114—139.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Миддендорф А. Т. Путешествие на север и восток Сибири. СПб., 1869. Т. 2. 310 с.

Поспелов И. Н. Особенности природы бассейна оз. Левинсон-Лессинга (центральный Таймыр) // Изв. АН. Серия геогр. 2001. № 2. С. 87—95.

Поспелов И. Н., *Поспелова Е. Б.* Повторная инвентаризация флоры низовий реки Бикады (Яму-Неру, Таймыр) через 70 лет // Бот. журн. Т. 86. 2001. № 5. С. 13—29.

Поспелова Е. Б. Сравнительный анализ конкретных флор основных ландшафтов территории Таймырского биосферного заповедника // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия. СПб., 2000а. С. 129—162.

Поспелова Е. Б. Общая характеристика флоры сосудистых растений заповедника «Таймырский» на основе анализа локальных флор // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000б. Т. 105. Вып. 5. С. 23—31.

Поспелова Е. Б., *Поспелов И. Н.* Реликтовые высокоствольные кустарниковые сообщества на северном пределе распространения (центральная часть гор Бырранга, Таймыр) // Изв. АН. Сер. Геогр. 2000. № 4. С. 92—97.

Сафронова И. Н., *Соколова М. В.* Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 718—739.

Соколова М. В. Флора и растительность центральной части гор Бырранга (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1499—1505.

Толмачев А. И., *Юрцев Б. А.* История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его история в кайнозое. Л., 1970. С. 87—100.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А., *Толмачев А. И.*, *Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

SUMMARY

General description and analysis of the flora of the central and eastern Byrranga Mountains (Taimyr) based on the long-term investigation of the territory, are given. The moutains together with the foothill ecotone are suggested to separate into a particular floristic district of Taimyrskaya floristic sub-province. The presence of isolated populations in the flora, which have the northern and the western limits of their geographical ranges there, is caused by historical reasons: species distribution from the east along dried shelf during one of sea regression periods in Pleistocene, as well as the presence of vegetation similar to the present forest-tundra in a period of the thermic optimum. Relicts of this vegetation have survived in Byrranga Mountains after marine transgression and subsequent decrease of temperature. Within the territory, 3 floristic areas are distinguished: western, central and eastern one. Floristic richness and originality of the western sector allow to suppose the absence of the last glaciation in this area, while the glaciation of mountain-valley type took place in the eastern sector.

УДК 581.8 : 581.823

© Л. А. Иванова, В. И. Пьянков

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТА

L. A. IVANOVA, V. I. PYANKOV. INFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS ON PARAMETERS OF LEAF MESOPHYLL STRUCTURE

Уральский государственный университет им. А. М. Горького
620083 Екатеринбург, пр. Ленина, 51
Поступила 29.01.2002

Изучены количественные показатели структуры мезофилла листа 5 видов растений бореальной зоны в естественных экотопах с разным уровнем освещения и увлажнения. Показана стабильность количественных параметров мезофилла в широком диапазоне характерных для вида условий, размеры и количество элементов фототрофных тканей варьировали не более чем на 15—20 % в экотопах с высоким обилием изученных видов. У светолюбивых растений основной ассимиляционной тканью в благоприятных условиях являлась палисадная паренхима, на долю которой приходилось около 60 % от общей поверхности фотосинтезирующих тканей и проводимости мезофилла для CO_2. В условиях сильного затенения отмечены снижение суммарной поверхности клеток хлоренхимы в 1.8—2 раза и увеличение доли губчатой ткани в проводимости мезофилла. Сокращение внутрилистовой поверхности в экстремальных условиях происходило за счет снижения числа клеток в единице площади листа при сохранении их размеров. Показано, что формирование оптимальной структуры мезофилла происходит в благоприятных условиях и выражается в развитии максимальной внутрилистовой ассимиляционной поверхности.
Ключевые слова: экологические факторы, мезофилл, палисадная ткань, губчатая ткань, проводимость мезофилла, фотосинтез.

Фотосинтетический аппарат обеспечивает жизнедеятельность растений в разнообразных экологических условиях и характеризуется высокими адаптационными возможностями. Это достигается путем изменения анатомической структуры листа и содержания основных пигментов фотосинтеза. Адаптация растений к экологическим условиям проявляется в формировании разных типов строения мезофилла листа, которые сейчас хорошо известны, описаны и классифицированы (Василевская, 1950; Эсау, 1969; Гамалей, 1985; Горышина, 1989). Помимо этого, экологические факторы влияют на количественные показатели ассимиляционной ткани. Исследования структурных изменений листовой пластинки под действием экологических факторов проводятся давно, но абсолютное большинство из них касается изучения только морфологических показателей листа, таких как его размер и толщина, а также качественного описания формы и плотности сложения фототрофных клеток.

Мезофилл листа представляет сложно организованную систему, образованную разными тканями (палисадные и губчатые клетки), определенным образом заполняющими объем листа. Листовая архитектоника, определяемая количеством клеток в единице площади листа, их размерами и формой, образует оптимальную структуру для прохождения света и диффузии углекислого газа из внутрилистового пространства в хлоропласты. Суммарная поверхность клеток мезофилла, или внутрилистовая поверхность, определяет мезофилльное сопротивление диффузии CO_2 к центрам карбоксилирования и скорость фотосинтеза (Longstreth et al., 1980; Nobel, Walker, 1985; Evans, von Caemmerer, 1996). В связи с этим адаптивные изменения мезофилла листа в действительности направлены на оптимизацию проведения светового потока

и диффузии газов в тех или других экологических условиях. Изменения количества, размеров и формы клеток мезофилла представляют собой конкретные пути создания оптимальной структуры мезофилла листа в разнообразных экологических условиях.

А. Т. Мокроносовым (1978, 1981) был предложен метод изучения хлоренхимы листа, который базировался на точном количественном определении числа и размеров фототрофных клеток. Этот подход был успешно использован для исследования особенностей фотосинтетического аппарата растений разных ботанико-географических зон и экологических групп (Пьянков, Кондрачук, 1995, 1998; Pyankov et al., 1998). В данной работе мы использовали этот метод для изучения внутривидовой изменчивости мезофилла листа растений бореальной зоны, обитающих в различных условиях среды. Задачей исследования было изучение варьирования интегральных признаков мезофилла листа в зависимости от основных экологических факторов, а также выявления конкретных путей реализации этих изменений на тканевом и клеточном уровнях. Разработанная нами методика оценки объема и поверхности клеток мезофилла позволила точно определять количественные показатели не только палисадной, но и губчатой ткани, что ранее не проводилось.

Материал и методика

Район и объекты исследования. Исследования были проведены летом 1998 г. на биостанции Уральского госуниверситета, которая расположена в 50 км к юго-востоку от Екатеринбурга. Район исследований находится в южной части бореальной зоны Среднего Урала. Климат умеренно-континентальный, среднегодовое количество осадков составляет 465 мм в год, средняя температура воздуха в июле +17.6 °С. Период интенсивного вегетативного роста растений длится с мая до конца августа (Научно-прикладной..., 1990).

Образцы растений отбирали из 5 экотопов, существенно различавшихся по экологическим условиям, таким как степень освещенности, увлажнения и свойствам почвы (табл. 1). Климатические и почвенные показатели экотопов были максимально унифицированы: наблюдения проводили в одни и те же дни при безоблачном небе в интервале 12—14 ч через три дня после выпадения осадков. Все определения выполнены в 3-кратной повторности. Освещенность измеряли люксметром (Ю-177, Россия) на поверхности почвы, температуру воздуха — ртутным термометром на уровне 10 см над поверхностью почвы. Влажность воздуха определяли на высоте 10 см над поверхностью почвы, используя психрометр Ассмана. Влажность почвы определяли весовым методом, измеряя массу почвы сразу после отбора с глубины 10 см и после полного ее высушивания. Кислотность почвы измеряли в вытяжке 1Н

ТАБЛИЦА 1

Значения физических параметров среды в экотопах
в период исследований
в 12—14 ч дня в безоблачную погоду

Экотоп	Освещенность, тыс. люкс	Влажность почвы, %	Влажность воздуха, %	Температура воздуха, °С	pH почвы
Остепненный склон	60—80	7—10	50—52	30—32	6.4
Суходольный луг	60—80	10—13	52—54	30—32	6.6
Пойменный луг	10—25	25—30	60—62	29—31	5.0
Сосновый лес	5—9	20—25	80—82	28—30	4.8
Лиственный лес, берег ручья	3—5	35—40	83—85	25—27	4.4

ТАБЛИЦА 2

Список изученных видов растений, их геоботаническая характеристика и схема отбора образцов

Виды растений	ТМ	Экологические амплитуды			Места сбора образцов				
		Обилие	ШУ	ШБЗ	1	2	3	4	5
Genista tinctoria L.	ИП	n	42—54	7—12	+	+	+	+	н
Galium mollugo L.	ДВ	c	50—66	9—14	+	+	+	+	н
Chamaerion angustifolium (L.) Holub	»	n	54—77	4—10	+	+	+	+	н
Alchemilla vulgaris L.	»	c	62—74	7—10	+	+	+	+	+
Veronica chamaedrys L.	»	n	51—80	6—11	н	+	+	+	+

Примечание. ТМ — тип строения мезофилла листа; ДВ — дорзовентральный, ИП — изопалисадный. Экологические амплитуды изученных видов даны по шкалам экологических факторов (Раменский и др., 1956): обилие — проективное обилие вида, с — обильно (2.5—8 %), n — умеренно (0.3—2.5 %); ШУ — шкала увлажнения почвы: 40—46 среднестепное (южные склоны и лесостепи), 47—52 лугово-степное, 53—63 сухолуговое и свежелуговое, 64—76 влажнолуговое, 77—88 сыролуговое; ШБЗ — шкала богатства и засоленности почв: 4—6 бедные почвы (pH = 5.0—5.5), 7—9 небогатые (мезотрофные) (pH = 5.5—6.5), 10—13 довольно богатые (pH = 6.0—7.5). н — растения данного вида в этом экотопе не обнаружены. Характеристика мест сбора образцов приведена в табл. 1.

раствора KCl с помощью pH-метра (Elwro-5170, Польша). Для изучения было выбрано 5 видов дикорастущих растений, естественно обитающих в широком диапазоне экологических условий (табл. 2).

Структура мезофилла листа. Анатомические исследования проводили на листьях среднего яруса растений в фазе бутонизации-цветения. Количественные показатели мезофилла листа растений определяли согласно методике А. Т. Мокроносова (1978). Для исследований из каждого экотопа отбирали по 5—10 листьев с 10—15 растений. Площадь листа и удельную плотность листовой пластинки определяли в 10-кратной повторности весовым методом. Толщину листа измеряли на свежесобранных листьях, помещая поперечные срезы листьев в Трис-HCl-сорбитовый буфер (pH = 7.4), под световым микроскопом Биолам («ЛОМО», Россия) с помощью окулярмикрометра. Для определения размеров хлоропластов со срезов делали фотоснимки с помощью МФН-11 («ЛОМО», Россия) на фотопленку «Микрат-изопан» (АО «Тасма-Холдинг», Россия). Число клеток и хлоропластов в клетках определяли на фиксированном в 70 %-м этаноле материале. Подсчет числа клеток на единицу площади листа производили после мацерации тканей при нагревании в 20 %-м KOH в счетной камере Горяева. Число хлоропластов в клетках подсчитывали в мацерате тканей в 5 %-м растворе CrO_3 в 1 Н HCl.

Проекционный метод определения поверхности и объема клеток. Объем и площадь поверхности клеток палисадной и губчатой тканей мезофилла определяли с помощью разработанного нами проекционного метода. Он основан на стереологических принципах, которые позволяют с высокой точностью определять трехмерные характеристики тел произвольной формы по их двумерным изображениям (сечениям и проекциям). Проекции клеток мезофилла получали с помощью рисовального аппарата РА-4 путем микроскопирования мацерата листа в 1 н HCl при увеличении ×200—400. Для каждого типа ткани (палисадная и губчатая) получали 30 проекций случайно взятых клеток и определяли средние площадь и периметр проекции. Непосредственно перед получением проекций клеток на лист бумаги проецировали шкалу объектмикрометра для последующего пересчета реальных размеров объектов. Площадь проекции A и периметр P вычисляли с помощью морфометрической счетной сетки (Салтыков, 1970; Применение..., 1974), вычерченной на прозрачном материале, по формулам: $A = B \times h^2$ и $P = (\pi/4) \times I \times h$, где h — шаг

сетки, B — количество точек (узлов сетки), выпавших внутрь фигуры, I — количество пересечений контуров фигуры с линиями сетки. Площадь поверхности клеток S определяли по формуле: $S = b \times A$, где коэффициент b равен 3.5—4 для клеток губки и 4 для палисада. Объем клеток рассчитывали по формуле: $V = \frac{A^2}{P}\sqrt{b^3 K_n}$, где K_n равен 0.08—0.10 для клеток палисада и 0.11 для клеток губки.

Коэффициент формы клеток. Форму клеток оценивали количественно с помощью трехмерного коэффициента формы, который представляет собой безразмерное отношение площади поверхности к объему в степени 3/2. Коэффициент формы $K_{3d} = S^3 / V^2$ не зависит от абсолютных размеров клетки, а определяется только ее геометрической формой. Для шара K_{3d} минимален и равен 113. Чем выше K_{3d}, тем больше форма клетки отличается от шаровидной и тем больше площадь ее поверхности при одном и том же объеме.

Внутренняя ассимиляционная поверхность листа. Рассчитывали путем определения индексов ИМК и ИМХ. ИМК — индекс мембран клеток, или суммарная поверхность наружных мембран клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа, рассчитывали произведением количества клеток в единице площади листа и средней поверхности клетки. Аналогично определяли ИМХ — индекс мембран хлоропластов, или суммарная поверхность наружных мембран хлоропластов мезофилла в расчете на единицу площади листа.

Проводимость мезофилла листа для CO_2. Рассчитывали по формуле (Лайск и др., 1970; Ticha, 1988): $g_m = D \cdot (\text{ИМК}) \cdot bL^{-1}$, где $D = 8 \cdot 10^{-6}$ см²/с — коэффициент диффузии CO_2 в воде, $b = 0.68$ — коэффициент растворимости CO_2 в воде при 30 °С, $L = 10^{-4}$ — среднее расстояние от поверхности клетки до хлоропласта (Лайск и др., 1970). ИМК определяли отдельно для каждого типа ткани каждого образца растений.

Число повторностей определяемых показателей брали в соответствии с требованием методики: для подсчета числа клеток в мацерате — 20-кратная повторность, количества хлоропластов в клетке — 30-кратная; определения параметров клеток и хлоропластов — 30-кратная. При таком подходе стандартная ошибка не превышает 5 % (Мокроносов, 1978). В таблицах приведены средние арифметические значения.

Результаты

На рис. 1 представлены поперечные срезы листьев растений, обитающих в разных экологических условиях. Растения из разных экотопов отличались по толщине листа, числу слоев клеток мезофилла, соотношению палисадной и губчатой ткани, а также количественным показателям структуры ассимиляционной ткани (табл. 3; рис. 2, 3).

Морфология листовой пластинки. Не обнаружено четкой связи между размерами листа и условиями обитания вида (табл. 3). У мезофитных видов (*Alchemilla vulgaris*, *Chamaerion angustifolium* и *Galium mollugo*) площадь листа была больше в условиях хорошего увлажнения с высоким или средним уровнем освещения. Экотипы *Genista tinctoria*, более ксерофильного вида, имели максимальный размер листьев на открытых местообитаниях с некоторым дефицитом влаги. Толщина листа в пределах вида варьировала в 1.5—2 раза, и у всех изученных видов отмечена тенденция к уменьшению толщины листа в затененных (лесных) местообитаниях. Как правило, толщина листа у изученных растений была максимальна и имела стабильные размеры в условиях хорошего освещения (экотопы 1—3), независимо от влажности субстрата. Удельная плотность листовой пластинки (сухой вес единицы площади листа) для всех видов была также максимальной и примерно одинаковой в открытых местообитаниях (экотопы 1—3).

Форма клеток мезофилла. Форма клеток, выраженная количественно через коэффициент формы, влияет на соотношение поверхности и объема клеток. Под действием экологических условий у видов мезофитного типа изменялась форма

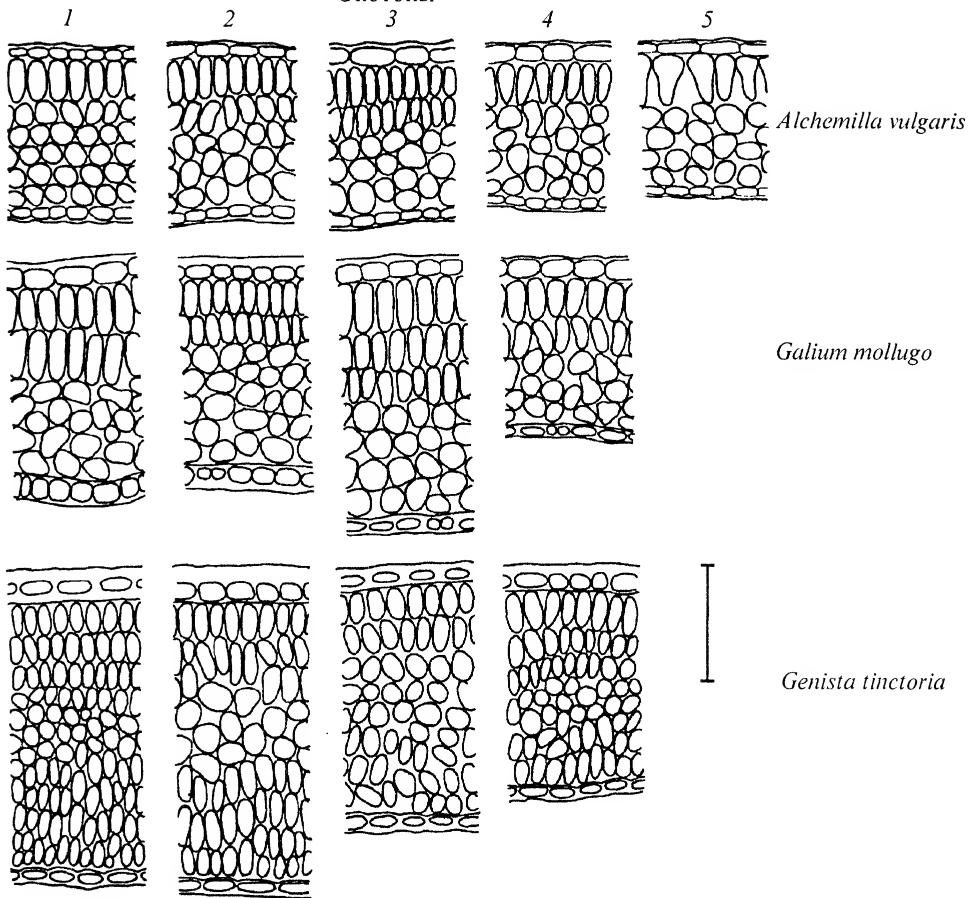


Рис. 1. Поперечные срезы листьев растений, изученных в разных экологических условиях.

Экотопы: *1* — остепненный склон; *2* — суходольный луг, *3* — пойменный луг, *4* — сосновый лес, *5* — лиственный лес, берег ручья. Шкала равна 100 мкм.

клеток как палисадной, так и губчатой тканей. Коэффициент формы палисадной ткани имел максимальные значения в открытых местообитаниях и снижался в 1.5—2.0 раза в условиях недостатка освещения. Форма клеток губчатой ткани изменялась противоположным образом — минимальные значения коэффициента формы были в открытых местообитаниях, а при дефиците света он возрастал в 1.2—1.5 раза (рис. 2). Это свидетельствует о том, что у клеток палисадной ткани в условиях высокой освещенности формировалось высокое отношение поверхности к объему, а у клеток губчатой ткани, напротив, максимальная поверхность на единицу объема клетки наблюдалась в условиях затенения. Возрастание коэффициента формы у палисадных клеток на сильном свету было обусловлено увеличением длины клеток по отношению к ширине. У клеток губчатой ткани повышение коэффициента формы в условиях затенения было связано с увеличением наружной мембраны клеток путем образования выростов неправильной формы. У ксерофита *G. tinctoria* значения коэффициента формы были самыми низкими из всех видов, и он не зависел от условий обитания (рис. 2).

Количественные показатели мезофилла листа. По характеру изменений под действием экологических условий можно было выделить две группы параметров мезофилла листа: «объемные» — связанные с размерами элементов хлоренхимы (клетки и хлоропласты), и «численные» — связанные с количеством

ТАБЛИЦА 3

Морфологические параметры листа и «объемные» показатели мезофилла изученных видов растений в разных экологических условиях

Виды	№	*S*л	*T*л	УППЛ	*V*кл		*X*л		КОХ		*V*хл/*V*кл	
					П	Г	П	Г	П	Г	П	Г
G. tinctoria	1	1.5	278	600	3.7	3.9	18	15	200	260	15	11
	2	1.8	281	528	5.9	5.1	19	15	320	340	12	12
	3	1.0	281	560	6.1	5.0	16	12	380	420	7	7
	4	1.6	214	333	3.8	2.7	14	11	280	250	13	14
G. mollugo	1	0.5	227	478	11.4	11.9	22	16	520	760	7	5
	2	0.3	217	451	7.8	9.9	24	22	330	440	9	7
	3	0.7	279	260	8.1	7.5	29	23	280	330	10	9
	4	0.4	155	258	8.1	8.1	24	24	330	340	9	9
C. angustifolium	1	26.9	187	386	3.1	1.9	17	12	180	160	21	25
	2	23.7	176	400	3.1	2.4	18	12	170	200	14	12
	3	43.8	154	360	3.3	2.3	15	10	220	220	12	12
	4	13.0	126	210	2.3	1.9	14	11	160	170	18	17
A. vulgaris	1	31.9	197	480	4.2	5.2	26	21	160	250	20	13
	2	36.3	173	400	5.1	5.5	25	18	210	300	15	10
	3	29.7	182	440	4.3	5.3	26	20	170	270	19	12
	4	71.2	150	320	5.1	5.1	22	22	230	240	13	13
	5	26.3	159	300	5.9	5.6	19	17	310	330	13	12
V. chamaedrys	2	3.1	154	320	7.3	8.1	22	23	330	350	10	10
	3	1.8	208	320	7.1	11.5	23	19	310	610	13	7
	4	3.1	110	240	5.1	7.6	16	14	310	530	13	7
	5	2.6	111	160	6.4	8.2	15	15	440	550	9	7

Примечание. № — номер экотопа (см. табл. 1). Показатели: *S*л — площадь листа, $см^2$; *T*л — толщина листа, мкм; УППЛ — удельная поверхностная плотность листа, $мг/дм^2$; *V*кл — объем клетки, тыс. $мкм^3$; *X*л — число хлоропластов в клетке; КОХ — объем клетки, приходящийся на один хлоропласт, $мкм^3$; *V*хл/*V*кл — общий объем хлоропластов в клетке, %. П — палисадная паренхима, Г — губчатая паренхима.

этих элементов в единице площади листа. Для изученных растений мезофитного типа было показано отсутствие значимых различий показателей мезофилла у ценопопуляций одного вида в условиях хорошего освещения (экотопы 1—3), а у ксерофита *G. tinctoria* в экотопах 1 и 2. В условиях затенения отмечено изменение структурных показателей листа, которое наиболее сильно касалось численных показателей.

Основные показатели клеток палисадной и губчатой тканей изменялись согласованно в зависимости от условий обитания. Объем клеток либо не зависел от условий роста (*A. vulgaris*, *C. angustifolium*), либо их размер был на 15—20 % меньше в затененных условиях (табл. 3). Другие показатели, связанные с объемом, такие как число хлоропластов в клетке, КОХ (клеточный объем хлоропласта — объем клетки, приходящийся на один хлоропласт) и суммарный объем хлоропластов в объеме клетки, изменялись согласованно, т. е. с увеличением размеров клеток возрастал КОХ и снижался объем хлоропластов в клетке. Общий объем хлоропластов в объеме клеток палисадной и губчатой тканей был максимальным у растений из ценопопуляций, обитающих при высокой освещенности.

У всех видов численные показатели снижались при переходе от освещенных к затененным экотопам (рис. 3). У всех видов, кроме *G. tinctoria*, максимум количества клеток и хлоропластов в единице площади отмечен у растений пойменного луга. Минимальные значения этих показателей обнаружены в экотопах 4 и 5. Общая поверхность мембран клеток (ИМК) и хлоропластов (ИМХ) в расчете на единицу

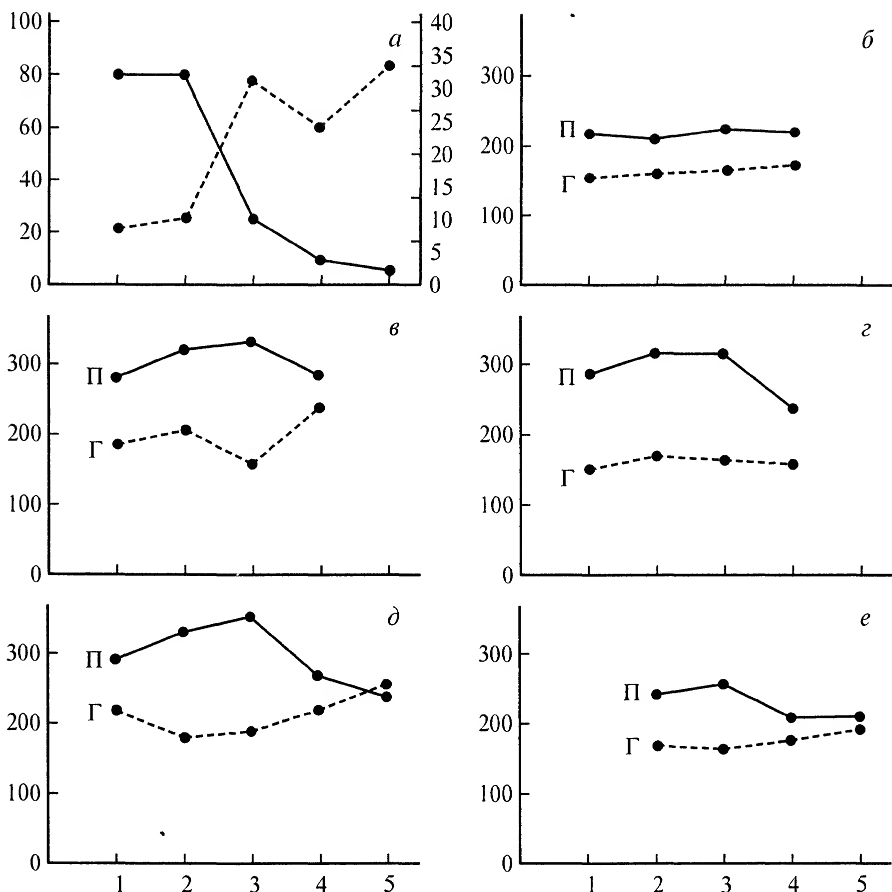


Рис. 2. Изменения формы клеток палисадной и губчатой ткани листа в зависимости от экологических условий обитания.

а — условия освещенности и влажность почвы (по левой оси — освещенность, тыс. люкс (сплошная линия); по правой оси — влажность почвы, % (пунктирная линия)), *б* — *Genista tinctoria*, *в* — *Galium mollugo*, *г* — *Chamaerion angustifolium*, *д* — *Alchemilla vulgaris*, *е* — *Verorica chamaedrys*. П — палисадная ткань, Г — губчатая ткань. По оси абсцисс — места обитания растений; по оси ординат — трехмерный коэффициент формы K_{3d}.

площади листа в большей степени зависела от изменений числа элементов хлоренхимы, чем от их размеров. Ход изменений ИМХ и ИМК практически повторял кривую изменений числа клеток и числа хлоропластов в зависимости от условий произрастания (рис. 3). Общая площадь внутренней ассимиляционной поверхности листьев снижалась в направлении от открытых местообитаний к затененным. Снижение ИМК при смене световых условий на теневые коррелировало с уменьшением толщины листа ($r = 0.70$) и числа клеток в единице площади листовой поверхности ($r = 0.71$), но не было связано с изменением размеров клеток палисадной и губчатой тканей (табл. 4).

Связь структурных показателей с физическими параметрами среды. У растений из открытых местообитаний почти все показатели структуры листа были относительно стабильны, а в условиях затенения у большинства видов отмечено уменьшение абсолютных показателей, таких как толщина листовой пластинки, УППЛ, ИМК, ИМХ. Объем ассимиляционной ткани в листе в условиях дефицита света был примерно вдвое ниже по сравнению с открытыми экотопами, сократился с 20—25 до 10—13 % от общего объема листа (рис. 3). Расчет проводимости мезофилла для CO_2 показал, что максимальные значения этого показателя для мезофитов были в условиях высокого освещения и хорошего водоснабжения, а у

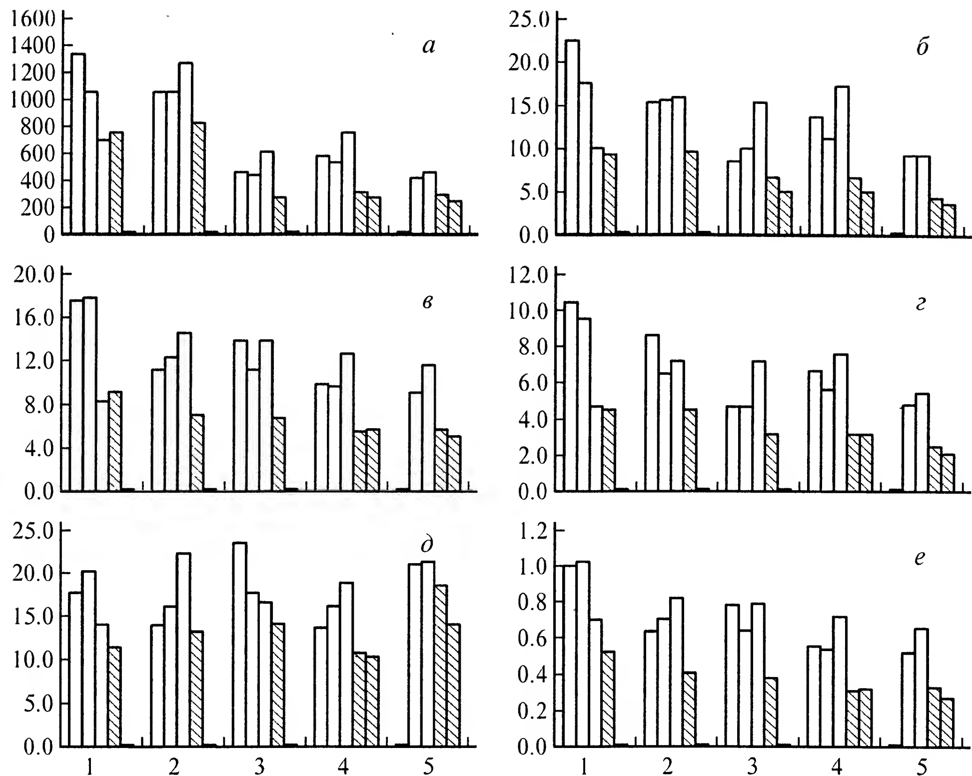


Рис. 3. Количественные показатели мезофилла листа изученных видов растений в разных экологических условиях.

Высота столбика — среднее арифметическое значение параметра для данного вида в данном экотопе. Столбики расположены по порядку номеров экотопов, в которых изучен данный вид. Заштрихованные столбики — сильно затененные места обитания (экотопы 4 и 5). По оси абсцисс — виды растений, расположенные в порядке увеличения теневыносливости: 1 — *Genista tinctoria*, 2 — *Chamaerion angustifolium*, 3 — *Gallium molugo*, 4 — *Alchemilla vulgaris*, 5 — *Veronica chamaedrys*; по оси ординат — показатели структуры мезофилла; *а* — число клеток, тыс./$см^2$; *б* — число хлоропластов, млн/$см^2$; *в* — ИМК, $см^2/см^2$, *г* — ИМХ, $см^2/см^2$; *д* — объем мезофилла в листе, %; *е* — проводимость мезофилла, см/с.

ТАБЛИЦА 4

Матрица корреляций морфологических параметров листа и количественных показателей мезофилла для всех образцов изученных видов (n = 21)

	Тл	УППЛ	*V*клП	ХлП	*N*кл	*N*хл	ИМХ	ИМК	g_m
Тл	1.0	0.73*	0.34	0.31	0.38	0.58*	0.63*	0.70*	0.80*
УППЛ		1.0	0.09	0.20	0.49*	0.63*	0.65*	0.65*	0.76*
*V*клП			1.0	0.47*	−0.54*	−0.38	−0.22	0.12	0.07
ХлП				1.0	−0.29	0.22	0.20	0.25	0.15
*N*кл					1.0	0.85*	0.82*	0.71*	0.73*
*N*хл						1.0	0.97*	0.86*	0.85*
ИМХ							1.0	0.88*	0.87*
ИМК								1.0	0.97*
g_m									1.0

Примечание. Тл — толщина листа; УППЛ — удельная поверхностная плотность листа; *V*клП — объем клетки палисада; ХлП — число хлоропластов в клетке палисада; *N*кл — число клеток в единице площади листа; *N*хл — число хлоропластов в единице площади листа; ИМХ — индекс мембран хлоропластов; ИМК — индекс мембран клеток; g_m — проводимость мезофилла для CO_2. Звездочкой отмечены достоверно значимые коэффициенты ($p < 0.05$).

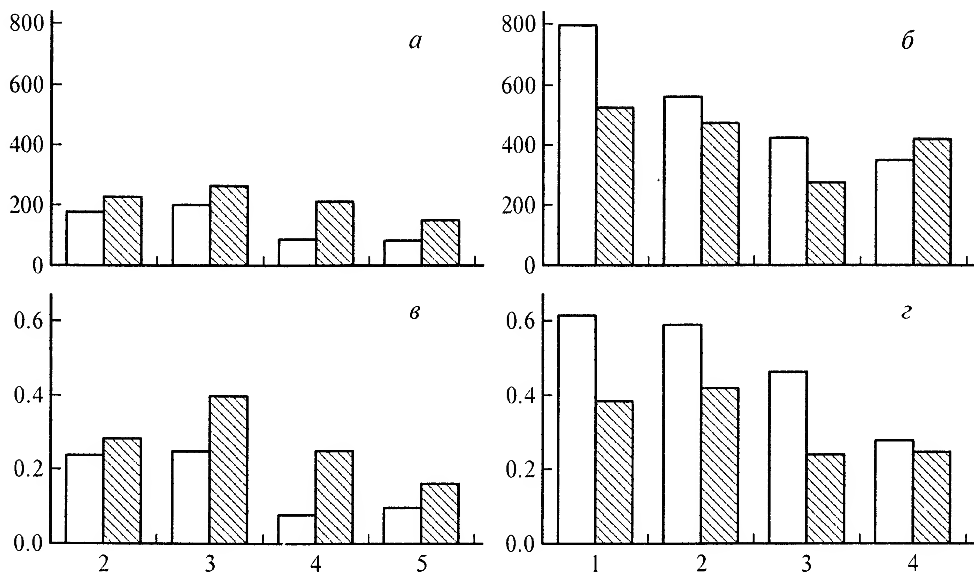


Рис. 4. Сравнительная характеристика палисадной и губчатой тканей листа у теневыносливого мезофита *Veronica chamaedrys* (*а*, *в*) и ксерофита *Genista tinctoria* (*б*, *г*).

Светлые столбики — палисадная паренхима, заштрихованные столбики — губчатая паренхима. По оси абсцисс — места обитания; по оси ординат: *а*, *б* — число клеток, тыс./см^2, *в*, *г* — проводимость мезофилла для CO_2, см/с.

ксерофита *G. tinctoria* были выше на сухих остепненных склонах. У всех видов при затенении проводимость мезофилла для CO_2 уменьшалась примерно вдвое (рис. 3) по сравнению с оптимальными условиями. При этом вклад палисадной ткани в общую проводимость мезофилла при затенении снижался (рис. 4), особенно у светолюбивого *G. tinctoria*.

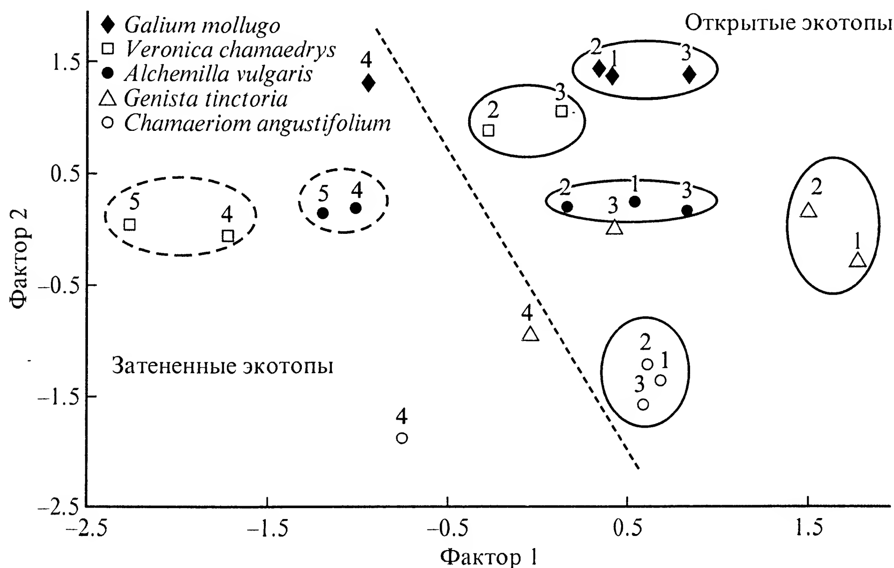


Рис. 5. Факторный анализ изученных видов растений в разных экологических условиях по количественным показателям мезофилла листа.

Цифрами обозначены номера экотопов, в которых был изучен вид.

ТАБЛИЦА 5

Факторные нагрузки показателей мезоструктуры при анализе растений, изученных в разных экологических условиях (см. рис. 5)

Показатели	Главные компоненты	
	фактор 1	фактор 2
Площадь листа	−0.08	−0.61
Толщина листа	0.82*	0.34
УППЛ	0.82*	0.11
Объем клетки П	−0.09	0.93*
Объем клетки Г	−0.21	0.94*
Число хлоропластов в клетке П	0.27	0.76*
Число хлоропластов в клетке Г	−0.07	0.84*
Число клеток в 1 $см^2$ листа П + Г	0.81*	−0.57
Число хлоропластов в 1 $см^2$ листа П + Г	0.95*	−0.20
ИМХ П + Г	0.96*	−0.16
ИМК П + Г	0.94*	0.05

Примечание. П — палисадная ткань, Г — губчатая ткань; *отмечены достоверно значимые коэффициенты ($p < 0.05$).

Факторный анализ по показателям структуры мезофилла листа изученных видов показал, что изученные ценопопуляции растений расположились в многомерном пространстве в зависимости от условий обитания и вида растения (рис. 5; табл. 5), главным из которых был световой фактор (см. табл. 1). Ценопопуляции из открытых местообитаний сконцентрировались в правой части графика, и их положение в факторном пространстве было обусловлено толщиной и плотностью листа, а также численными показателями мезофилла (количество клеток и хлоропластов в единице площади листа, ИМК, ИМХ) (табл. 5). Распределение групп растений по второму фактору было обусловлено объемными показателями мезофилла и явно носило видовой характер. Виды с мелкими клетками мезофилла (*C. angustifolium*) и крупноклетный вид (*G. mollugo*) занимали на графике полярные позиции по второму фактору.

Обсуждение

Результаты исследований показали, что растения характеризуются большой стабильностью количественных показателей мезофилла листа в достаточно широком диапазоне естественных местообитаний от полностью открытых до среднезатененных. Только в условиях сильного затенения отмечено не более чем двукратное уменьшение объемных и количественных показателей мезофилла листа. Эти данные позволяют использовать «метод изучения мезоструктуры фотосинтетического аппарата» (Мокроносов, 1978, 1981; Pyankov et al., 1998) для изучения особенностей видового уровня в широком диапазоне условий, наиболее характерных для вида (Раменский и др., 1956). Например, для светолюбивых растений бореальной зоны мы не обнаружили закономерных изменений структуры мезофилла у ценопопуляций, обитающих при 10-кратном варьировании уровня освещенности и 3-кратном изменении влажности почвы. Если использовать шкалы (Раменский и др., 1956), то

стабильные показатели мезофилла листа для растений должны проявляться на участках с высоким и умеренным обилием видов. С физиологической точки зрения экологический оптимум вида проявляется в формировании наиболее совершенной структуры листа в благоприятных условиях. Это выражается в создании максимальной внутрилистовой ассимиляционной поверхности (ИМК и ИМХ), которая обеспечивает максимальную проводимость мезофилла для CO_2 и наибольший фотосинтез. Показатели ИМК и ИМХ положительно и высоко коррелируют с уровнем ассимиляции CO_2 (Nobel, Walker, 1985; Araus et al., 1986; Evans et al., 1994, и др.). Увеличение ИМК обеспечивает структурный механизм для увеличения проводимости мезофилла и возрастания фотосинтеза на единицу площади листа при оптимальных условиях. Например, для видов *Plectranthus parviflorus* и *Hyptis emoryi* при увеличении ФАР с 0—2 моль/м^2 до 30—60 моль/м^2 ИМК увеличивалась от 10 до 40, которое сопровождалось пропорциональным ростом фиксации CO_2 (Nobel, Walker, 1985).

При неблагоприятных для вида условиях, о чем говорит снижение обилия вида в фитоценозе (*p* — мало и *s* — единично по шкалам Раменского), а в нашем случае при высоком затенении видов происходит снижение внутренней ассимиляционной поверхности листа в 2 раза и увеличение сопротивления диффузии CO_2.

Полученные результаты показали, что у светолюбивых растений основной ассимиляционной тканью в благоприятных условиях является палисадная паренхима, а на долю губчатой ткани приходится не более 40 % от общей диффузии CO_2. При экстремальных условиях, например при затенении, резко уменьшается объем мезофилла в листе, а губчатая ткань может выполнять основную функцию в фотосинтезе.

У изученных нами видов снижение общей поверхности клеток и хлоропластов в единице площади листа происходило в результате уменьшения численных параметров при относительно стабильных объемных показателях. В литературе известны другие случаи, когда изменения среды больше влияли на объемные показатели мезофилла, такие как размеры клеток палисадной ткани у картофеля (Федосеева, 1978) и люцерны (Зверева, 1988), чем на количество клеток. По-видимому, степень изменения этих двух групп параметров зависит от вида растения и его экологических свойств, например типа экологической стратегии (Pyankov et al., 1998).

Оптимизация структуры листа достигается сочетанием объемных и численных показателей мезофилла, а также благодаря изменению формы клеток. В благоприятных условиях клетки палисада имели максимальное значение коэффициента формы и характеризовались наибольшим отношением длины к ширине, что обусловливает увеличение отношения поверхность/объем и способствует более эффективному газообмену. Учитывая, что в этих условиях обнаружены максимальные значения ИМК и ИМХ растений, можно говорить о формировании оптимальной архитектоники листа, обеспечивающей оптимальный фотосинтез. На наш взгляд, показатели объема мезофилла в листе, ИМК и ИМХ могут характеризовать функциональную активность растений и выступать в качестве индикаторов оптимального экологического режима обитания вида.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49525) и программы «Университеты России» 015.07.01.011.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская В. К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 264—281.

Гамалей Ю. В. Мезофилл // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, 1980. С. 97—127.

Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 203 с.

Зверева Г. К. Некоторые особенности структуры листа и его фотосинтетического аппарата у многолетних сеяных трав при разных уровнях увлажнения почвы // Сибирский вестн. с.-х. науки. 1988. № 4. С. 49—53.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Пермская, Свердловская, Челябинская, Курганская области, Башкирская АССР. Л., 1990. Сер. 3. Ч. 1—6. Вып. 9. 557 с.

Лайск А., Оя В., Рахи М. Диффузионные сопротивления листьев в связи с их анатомией // Физиология растений. 1970. Т. 17. Вып. 1. С. 40—48.

Мокроносов А. Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5—15.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.

Пьянков В. И., Кондрачук А. В. Особенности структурной организации фотосинтетического аппарата у растений Восточного Памира // Докл. Акад. Наук. 1995. Т. 344. № 5. С. 712—716.

Пьянков В. И., Кондрачук А. В. Мезоструктура фотосинтетического аппарата древесных растений Восточного Памира различных экологических и высотных групп // Физиология растений. Т. 45. № 4. С. 567—577.

Раменский Л. Г., Цацекин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск, 1974. 80 с.

Салтыков С. А. Стереометрическая металлография. М., 1970. 376 с.

Федосеева Г. П. Фенотипическая изменчивость мезоструктуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 112—131.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 585 с.

Araus J. L., Alegre L., Tapia L. et al. Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants // Amer. J Bot. 1986. Vol. 73. N 12. P. 1760—1770.

Evans J. R., von Caemmerer S., Setchell B. A., Hudson G. S. The relationship of CO_2 transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of *Rubisco* // Aust. J. Plant Physiol. 1994. Vol. 21. P. 475—495.

Evans J. R., von Caemmerer S. Carbon dioxide diffusion inside leaves // Plant Physiol. 1996. Vol. 110. P. 339—346.

Longstreth D. J., Hartsock T. L., Nobel P. S. Mesophyll cell properties for some C_3 and C_4 species with high photosynthetic rates // Physiol. Plant. 1980. Vol. 48. P. 494—498.

Nobel P. S., Walker D. B. Structure of leaf photosynthetic tissue // Photosynthetic mechanisms and environment. Amsterdam, 1985. P. 501—536.

Pyankov V. I., Ivanova L. A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plants species of different functional types in a boreal vegetation // Inherent variation in plant grouwth. Physiological mechanisms and ecological consequences. Leiden, 1998. P. 71—87.

Ticha I. The use of quantitative anatomy for studying conductances for CO_2 transfer in photosynthesis // Acta Univ. Carolinae-Biologica. 1988. Vol. 31. P. 111—119.

SUMMARY

Quantitative structural parameters of the leaf mesophyll of five boreal plant species in natural ecotopes with a different level of illumination and humidity were investigated. Stability of the quantitative mesophyll parameters over a wide range of conditions typical for a species was shown: sizes and a number of elements of photosynthetic tissues varied no more than 15—20 % in ecotopes with a high abundance of the investigated species. The palisade parenchyma was the main assimilation tissue in sun plants under optimal conditions, and its portion was about 60 % from the total surface of photosynthetic tissues and mesophyll CO_2-conductance. Under strong shade conditions, reduction of the total surface of mesophyll cells 1.8—2 times and increase of the portion of the spongy tissue in the mesophyll conductance were marked. Reduction of the internal leaf surface under extreme conditions occurred due to the decrease of a number of mesophyll cells per leaf area unit without any changes in their size. It was shown, that formation of the optimal mesophyll structure occurs under favorable conditions and is expressed in the development of the maximal internal assimilation surface of the leaf.

УДК 581.1

© О. А. Семихатова

О ТАКСОНОСПЕЦИФИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИНАХ ИНТЕНСИВНОСТИ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

O. A. SEMIKHATOVA. ON TAXON-SPECIFIC RATES OF DARK RESPIRATION IN PLANT LEAVES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail gamalei@spb.cityline.ru
Поступила 28.12.2001

Приведен анализ причин высокой интенсивности дыхания, встречающейся у листьев растений из семейств *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Polygonaceae* и *Rosaceae*, с тем, чтобы выяснить, являются ли они генетически присущими исследованным видам или вызваны фенотипическими изменениями дыхания под влиянием специфических условий произрастания. Показано, что только для *Fabaceae* характерны виды, действительно отличающиеся генетически обусловленной высокой интенсивностью дыхания.

Ключевые слова: интенсивность дыхания, таксоноспецифичность.

Поиски связей между таксономическим положением растения и различными показателями его жизнедеятельности были начаты еще в начале XX в. в исследованиях фотосинтеза, водного режима, активности ферментов. Была обнаружена определенная связь между особенностями обмена веществ растения и эволюционной продвинутостью таксона, к которому оно принадлежит (Благовещенский, 1966). А. В. Благовещенский подчеркивал, что для целей систематики большее значение, чем отдельные вещества, имеют процессы обмена веществ, особенно связанные с энергетикой. Показатели, характеризующие дыхание, реже сопоставлялись с систематическим положением растений. В середине века для таких сопоставлений привлекались некоторые окислительные ферменты, например полифенолоксидаза, цитохромоксидаза и каталаза. Как один из таксономических признаков в ряде работ использовались особенности цитохрома С (Takhtajan, 1973).

Сведения относительно интенсивности всего процесса дыхания у растений определенных таксонов появились лишь в последнее время. Были высказаны соображения о родоспецифичности интенсивности дыхания (Atkin, Day, 1990; Семихатова, Николаева, 1996) и отмечены семейства, в которых чаще встречаются виды с высокой интенсивностью этого процесса (Захарьянц и др., 1971; Чантладзе, 1996, и др.). Сопоставление таксономического положения растений именно с интенсивностью дыхания представляет особенный интерес, потому что дыхание — это основной процесс жизнедеятельности, связанный со всем обменом веществ как источник энергии и интермедиатов. Полученные результаты важны как для характеристики физиологических особенностей растений отдельных таксонов, так и для решения вопросов регуляции и эволюции самого процесса дыхания. Однако для таких сопоставлений необходимо большое количество определений дыхания в естественных местообитаниях растений. Собранные нами результаты определений многих авторов позволили с бóльшим основанием назвать семейства, виды которых часто имеют высокую интенсивность дыхания, — это *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Polygonaceae*, *Brassicaceae* и *Boraginaceae* (Семихатова, Николаева, 1996).

Распределение величин дыхательной способности (ДС) у видов из разных регионов, мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ при 25 °C

Местообитания	Доля видов от общего числа исследованных, %			
	ДС = 2.0—0.90	ДС = 0.89—0.60	ДС = 0.59 и ниже	Число исследованных видов
Ленинградская обл.	6	21	55	71
Республика Коми	12	63	25	8
Кавказ (~2000 м над ур. м.)	13	46	41	46
Хибины (68° с. ш.)	33	43	24	33
Кызылкум	33	33	34	82
Каракумы	50	28	12	63
Западный Памир (2300 м над ур. м.)	40	60	—	10
Восточный Памир (3680 м над ур. м.)	47	41	12	17
О-в Врангеля (71° с. ш.)	84	8	8	37

Высокая интенсивность дыхания растений может быть не только генетически обусловленной особенностью растений данного таксона, но и результатом модификационного изменения дыхания под влиянием специфических условий обитания (см. таблицу). Растения высокогорий и Арктики, как правило, отличаются высокими интенсивностями дыхания (дыхательной способностью при 25 °C — ДС) (Семихатова, 2000). В большинстве случаев повышенное дыхание представляет результат модификационного изменения его интенсивности. Это доказывают проведенные многими авторами исследования одного и того же вида или викариантных видов в разных местообитаниях и/или пересадка растений из разных условий в одинаковые (Kemp, Williams, 1977; Mooney et al., 1978; Laringauderie, Körner, 1995).

В «крайних» условиях (терминология П. А. Баранова) интенсивность дыхания выше той, которая свойственна данному растению в менее суровых условиях. Эта закономерность представляет собой отражение закона Штокера, согласно которому при средней температуре обитания растениям свойственна одинаковая интенсивность дыхания во всех климатических условиях (Semikhatova et al., 1992; Семихатова, 2000). Однако для нашего анализа целесообразно сопоставлять данные о дыхании, полученные при одной и той же температуре определения.

Итак, чтобы решить вопрос о том, действительно ли названным выше семействам свойственны виды с генетически присущей им высокой интенсивностью дыхания, необходимо рассмотреть распределение представителей этих семейств (у которых определено дыхание) по разным регионам. Основные источники этих сведений указаны в статье О. А. Семихатовой и М. Г. Николаевой (1996).

Сопоставлять интенсивности дыхания, найденные разными авторами в разных местообитаниях, возможно только в том случае, если использовались сходные способы отбора проб растительного материала, методы определения газообмена и расчет полученных данных. Мы использовали результаты манометрических определений (оказавшихся наиболее многочисленными), которые диктуют метод отбора проб и временны́е параметры опытов. В качестве показателя выбрали дыхательную способность, т. е. среднюю величину интенсивности дыхания в фазу цветения растения, выраженную в мг CO_2 на 1 г сырой массы · ч. Большинство данных было получено разными авторами при 25 °C. Поэтому мы пересчитывали к 25 °C и те, что относились к другим температурным условиям. Для этого или использовали экспериментально найденный авторами соответствующих работ коэффициент Вант-Гоффа для данного интервала температуры или основывались на обобщенных данных для

многих видов каждого местообитания (Иванова и др., 1989). Количество микролитров O_2, регистрируемое манометрическим методом, переводили в мг CO_2 исходя из доказанной величины дыхательного коэффициента листьев в естественных условиях, равной 1 (Головко, 1999). Полученные таким путем средние величины дыхания (их точность 15—20 %) вычислены на основании большого числа (более 10) определений в разные годы.

Среди представителей семейств, у которых определена интенсивность дыхания, есть обитатели таких суровых условий, как о-в Врангеля (71° с. ш.) и Восточный Памир (3860 м над ур. м.). Значит, на пути решения стоящей перед нами задачи возникает необходимость выяснить: во-первых, фенотипически или генетически обусловлены найденные величины ДС у изученных видов в этих условиях; во-вторых, рассмотреть частоту встречаемости высокой ДС у видов из наших семейств в более благоприятных условиях. Начнем это выяснение с сем. *Polygonaceae*.

У 5 видов рода *Polygonum* (*Fallopia*) высокая ДС наблюдается на о-ве Врангеля и на Восточном Памире (например, у *P. bistorta* — 1.7 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$, у *P. viviparum* — 1.1 соответственно), а также в Хибинах и на Кавказе на высоте 2000 м над ур. м. (*P. carneum* — 1.1). Однако в умеренной зоне у представителей того же рода ДС значительно ниже (*P. aviculare* — 0.75, *P. sachalinense* — 0.6), а у вида, произрастающего и на Памире, ДС почти вдвое ниже, чем в высокогорье (*P. bistorta* — 0.6). Этот факт и доказанная родоспецифичность величины ДС позволяют заключить, что крайние условия обитания приводят к фенотипическому усилению дыхания у рода *Polygonum*, которому высокие величины ДС генетически не свойственны. Здесь следует отметить, что само свойство усиливать ДС в суровых условиях обитания также является генетически обусловленным и у разных видов выражено не одинаково (Семихатова, 2000). Например, фенотипическое усиление дыхания у *Oxyria digyna* очень невелико. На о-ве Врангеля ДС равно 1.1, в Хибинах и в Ленинградской обл. — ~0.9 (Иванова, Васьковский, 1976). В то же время у представителей рода *Rumex* ДС на о-ве Врангеля вдвое выше, чем в Ленинградской обл. (*R. arctica* — 1.1, *R. confertus* — 0.6). У видов *Calligonum*, обитающих в пустынях Каракумы и Кызылкум, ДС высокая (*C. aphyllum* — 1.3, *C. microcarpum* — 0.9, *C. setosum* — 1.4, *C. caput-medusae* — около 1). Сравнительные данные по этим видам в иных условиях отсутствуют. Поскольку у других представителей рассматриваемого семейства, обитающих также в пустынях, ДС значительно ниже (Алексеева, 1970; Абдурахманов, Алексеева, 1975), можно думать, что приведенные для *Calligonum* величины ДС могут быть завышенными из-за особенностей их цикла развития: ДС обычно относится к фазе цветения, а у этих видов оно наступает рано (апрель—начало мая), когда еще идут активные процессы роста. Л. А. Алексеева (см.: Захарьянц и др., 1971) указывала, что в тех случаях, когда у растения цветение совпадает с периодом роста, наблюдается повышенная ДС. Как известно, интенсивность дыхания коррелирует со скоростью роста растения. На основании приведенных сведений о дыхании растений, сем. *Polygonaceae* надо вычеркнуть из числа тех, которым генетически присуща высокая величина ДС.

То же относится и к сем. *Boraginaceae*. Действительно, представители этого семейства с высокой ДС — это обитатели о-ва Врангеля (*Myosotis asiatica* = *Argusta asiatica* — 0.92) и Памира (*Lindelophia pterocarpa* — 1.2). Из 8 изученных в Кызылкуме видов *Heliotropium dasycarpum*, *H. micranthos*, *Nonea caspica* и другие имеют примерно такую же ДС, как и растения умеренной зоны — *Pulmonaria obscura*, *P. absentis*, *Myosotis palustris* (0.5—0.6). Правда, у эфемера *Lithospermum arvense* в Кызылкуме и у двух видов в Каракумах (*Tournefortia sogdiana* и *Heliotropium argusioides*) ДС = 0.9. У последнего вида это фенотипическое повышение дыхания вызвано, очевидно, какими-то местными условиями (в Кызылкуме ДС ниже). Хотя интервал всех имеющихся для анализа величин ДС практически одинаков в Каракумах и Кызылкуме (0.3—1.3), сопоставления ДС одних и тех же видов в обеих пустынях выявляет несколько более высокие величины в Кызылкуме (песчаная пустыня) (Семихатова, Алексеева, 1973; Вознесенский, 1977). Не исключено, что это

связано с более ранними определениями ДС в период еще интенсивного роста растений.

Таким образом, на основании имеющихся в настоящее время данных о дыхании дикорастущих представителей сем. *Boraginaceae* нельзя считать, что этому семейству свойственно большое число видов с высокой интенсивностью дыхания.

В сем. *Brassicaceae* большинство изученных видов составляют эфемеры пустынь. Половина этих видов отличается высокой ДС. У 4 представителей рода *Strigosella* (*S. africana*, *S. circinata*, *S. grandiflora*, *S. scorpioides*) ДС лежит в пределах 0.9—1.2. Такая же ДС у *Alyssum campestra*, *A. desertorum* и *Thlaspi perfoliatum.* Несколько ниже ДС у *Goldbachia laevigata* (0.7—0.8). При этом отмеченное для сем. *Boraginaceae* превышение величин ДС у одних и тех же видов в Каракумах по сравнению с Кызылкумом не наблюдается у 2 представителей сем. *Brassicaceae*, изученных в обеих пустынях (*G. laevigata* и *S. africana*). Интересно отметить, что у более поздно цветущего вида стригозелл — *S. hircanica* — ДС ниже, чем у других изученных видов этого рода. Сопоставление средней величины ДС у видов одного местообитания показало, что у эфемеров она выше, чем у эфемероидов, многолетних травянистых и однолетних длительновегетирующих растений, хотя диапазон величин у первых несколько у́же (Семихатова, Алексеева, 1979). Как и в других семействах, обитатели о-ва Врангеля (*Parrya nudicaulis*) имеют высокую ДС. *Cardamine pratensis* был изучен в Ленинградской обл., в Хибинах и на о-ве Врангеля. В более суровых условиях ДС значительно увеличивалась (0.5 → 0.7 → 1.0 соответственно). У других видов, изученных в умеренной зоне, ДС также была близкой к 0.5.

На основании приведенного материала для сем. *Brassicaceae* можно считать характерным большое число видов с высокой ДС. Однако то, что этот вывод основан практически целиком на данных об эфемерах, снижает его убедительность. У эфемеров новообразование побегов происходит и в период цветения растения, что может повышать величину ДС. Кроме того, не исключено влияние постепенно усиливающегося в течение весны засоления почвогрунтов, что также обычно вызывает фенотипическое усиление дыхания. По-видимому, для более убедительного вывода о сем. *Brassicaceae* нужны дальнейшие определения дыхания его представителей, особенно в регионах с умеренным климатом.

Относительно сем. *Rosaceae* имеющиеся данные не позволяют вынести сколько-нибудь решительного суждения. В 3 суровых местообитаниях у *Dryas octopetala* ДС была высокой: на Центральном Кавказе (около 2000 м над ур. м.) у *D. octopetala* ssp. *caucasica* — 1.0, в Хибинах — 1.3, на о-ве Врангеля у *D. octopetala* subsp. *punctata* — 1.9. В умеренной зоне *Alchemilla vulgaris* и *Geum macrophyllum* отличались низкой ДС (0.5 и 0.4 соответственно). Интересны данные о роде *Potentilla*, 6 видов которого были исследованы в разных местообитаниях. Общая закономерность усиления дыхания в крайних условиях выражена и у представителей этого рода, так что на о-ве Врангеля у *P. emarginata* ДС = 1.7 и на Восточном Памире у *P. multifida* — 1.3. Однако высокая ДС найдена и в умеренной зоне: *P. erecta* — 0.9, *P. anserina* — 0.8, *P. argentea* — 1.1, и несколько ниже у *P. intermedia* — 0.75. По-видимому, этому роду свойственна высокая ДС, но для суждения обо всем семействе, очевидно, этого недостаточно. Нужны определения ДС у представителей других родов и дополнительные опыты для объяснения больших различий ДС (0.75—1.1) у одного рода в одинаковых условиях.

Иная и достаточно отчетливая картина вырисовывается при разборе сем. *Fabaceae.* Здесь особенно много сведений (43 вида) из разных регионов. У представителей этого семейства в умеренной зоне высокая ДС: *Vicia cracca* — 1.0; *Lathyrus pratensis* — 0.9, *Melilotus albus* и *M. officinalis* — 0.8—0.7. Такие же величины найдены у видов, произрастающих на Центральном и Западном Кавказе. В отличие от эфемероидов многолетние виды рода *Alhagi* в Каракумах имеют низкую ДС (*A. sparsifolia*, *A. pseudalhagi* — 0.5), хотя у дерева *Ammodendron conollyi* — 1.0. Показательны данные относительно рода *Trifolium.* Изученные на Кавказе 4 вида имеют ДС около 1.0, причем это результат лишь небольшой интенсификации дыхания в горах, так как в

умеренной зоне те же виды имеют почти такую же высокую ДС. Например, у *T. repens* в Центральном Кавказе ДС около 0.9, а в Ленинградской обл. — 0.8. У *T. pratense* ДС = 1.23, однако в относительно благоприятных условиях в Республике Коми этот вид также имеет высокую ДС — 0.8—0.9. Особенно много данных об астрагалах. 13 видов этого рода характеризуются высокой ДС — 0.9—1.3, наблюдаемой как в Каракумах и Кызылкуме, так и на территории Ташкентского ботанического сада (*Astragalus drobovii*, *A. ammotrophus*, *A. centralis*). Среди пустынных астрагалов наименьшие ДС (в Кызылкуме) отмечены у *A. turbinatus* (0.7) и *A. villosissimus* (0.8—0.9). Из 4 видов, изученных на Кольском п-ове, у 2 видов ДС близки к 1.0, а у 2 — 0.7 и 0.8 (*A. subpolaris* и *A. unifoliatus*), так что даже наименьшие величины ДС относительно высоки. Несколько неожиданно то, что у одного из Памирских астрагалов *A. borodinii* ДС = 0.8, т. е. значительно ниже, чем у представителей других семейств в этих условиях и чем у *A. chadjanensis*. Возможно, этот вид значительно угнетен в суровых условиях высокогорья. Наиболее высокие величины ДС среди изученных астрагалов найдены в Каракумах: *A. paucijugus* — 1.3, *A. chivensis* — 1.4, *A. tibetanus* — 1.5.

Итак, среди 7 родов сем. *Fabaceae* из разных регионов, включая умеренную зону, обнаружено большое число видов с высокой (и очень высокой) ДС. Это позволяет с определенной уверенностью считать, что для семейства характерны растения с генетически обусловленной большой интенсивностью дыхания.

В заключение необходимо отметить следующее.

1. Приведенный анализ показал, что не всем 5 рассмотренным выше семействам присуще большое число видов с генетически обусловленной высокой интенсивностью дыхания. В семействах *Polygonaceae* и *Boraginaceae* бо́льшая часть видов, у которых обнаружено высокое дыхание, произрастают (и изучены) на севере или в высокогорье, т. е. в условиях, вызывающих фенотипическое усиление дыхания. Имеющийся в настоящее время материал, по-видимому, позволяет утверждать, что между положением семейства в эволюционной системе и высокой интенсивностью дыхания входящих в него видов связи нет.

2. Было обнаружено несколько случаев значительного различия интенсивности дыхания у видов одного рода, обитающих в сходных условиях. Такое «нарушение» показанной ранее родоспецифичности интенсивности дыхания ставит вопросы таксономического и эколого-физиологического планов — более точной характеристики исследованного объекта в условиях его произрастания.

3. Выявление видов с генетически обусловленной высокой интенсивностью дыхания должно способствовать развитию исследований о причинах этой особенности и ее связях с другими свойствами растения (химическим составом, скоростью роста, жизненной формой и т. д.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов А., Алексеева Л. Н. Зависимость дыхания пустынных растений от водообеспеченности тканей // Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент, 1975. С. 127—139.

Алексеева Л. Н. Критические температуры дыхания у некоторых видов растений Юго-Западного Кызылкума // Структурные и функциональные особенности полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент, 1970. С. 121—135.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., 1966. 326 с.

Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л., 1977. 256 с.

Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С. и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент, 1971. 262 с.

Головко Т. К. Дыхание растений. СПб., 1999. 204 с.

Иванова Т. И., Семихатова О. А., Юдина О. С., Леина Г. Д. Влияние температуры на дыхание растений естественных экосистем различных ботанико-географических зон // Экофизиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 140—163.

Иванова Т. И., Васьковский М. Д. О дыхании арктических растений // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 324—331.

Семихатова О. А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 15—32.

Семихатова О. А., Алексеева Л. Н. Дыхание растений песчаной пустыни // Проблемы освоения пустынь. 1973. № 3. С. 66—70.
Семихатова О. А., Алексеева Л. Н. Некоторые итоги изучения дыхания пустынных растений // Экология. 1979. № 3. С. 13—22.
Семихатова О. А., Николаева М. Г. Дыхательная способность высших растений. Таксономический обзор // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 450—461.
Чантладзе Н. И. Дыхательная способность некоторых растений Центрального Кавказа // Бот. журн. 1996. Т. 69. № 10. С. 1352—1354.
Atkin O. K., Day D. A. A comparison of the respiratory process and growth rates of selected Australian alpine and related lowland plant species // Austral. J. Plant. Physiol. 1990. Vol. 17. N 5. P. 517—526.
Kemp P. H., Williams G. J. Temperature relations of gas exchange in altitudinal populations of *Taraxacum officinale* // Canad. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 19. P. 2496—2502.
Laringauderie A., Körner Ch. Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species // Ann. Bot. 1995. Vol. 76. N 3. P. 245—252.
Mooney H. A., Bjorkman O., Colletz J. Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub *Larrea divaricata*. I. Carbon dioxide exchange characteristics of intact leaves // Plant Physiol. 1978. Vol. 61. N 3. P. 406—410.
Semikhatova O. A., Gerasimenko T. V., Ivanova T. I. Photosynthesis, respiration and growth of plants in Soviet Arctic // Arctic ecosystems in a changing climate. San-Diego, N. Y., Boston, 1992. P. 169—192.
Takhtajan A. The chemical approach to plant classification with special reference to higher taxas of *Magnoliophyta*. Chemistry in botanic classification // Stockholm: Proc. 25 Nobel Symp. 1973. Vol. 25. P. 17—26.

SUMMARY

Analysis of the data on dark respiration in leaves of several species from *Polygonaceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae* and *Rosaceae* has shown that only the representatives of *Fabaceae* have inherently high respiration rates. In other named families high respiration is the result of phenotypic changes of this process under the affect of environmental conditions.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.47 : 582.949.1

© Е. В. Байкова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

E. V. BAIKOVA. MORPHOLOGICAL FEATURES OF FRUITS IN SOME *SALVIA* SPECIES (*LAMIACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383-2)30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 11.04.2001

Обсуждаются результаты сравнительно-морфологического исследования эремов 49 видов рода *Salvia*. Установлено преобладание гладкого типа поверхности, описаны 4 его варианта. Выявлена эволюционная тенденция формирования неясноскульптурированной или неравнокрупносетчатой поверхности эпидермы перикарпия, скульптура которой маскируется кутикулой. Отмечена корреляция признаков скульптуры наружных периклинальных стенок поверхностных клеток эремов с географическим положением видов. Признаки морфологии эремов оказались мало эффективными для целей надвидовой систематики рода *Salvia*, их можно использовать для диагностики видов.

Ключевые слова: эремы, скульптура поверхности плодов, эволюционно-морфологические ряды, *Salvia*, *Lamiaceae*.

Карпологические исследования представителей сем. *Lamiaceae* Lindl. предпринимались для решения эволюционно-морфологических и таксономических задач. Особенности морфологии плодов положены в основу теоретических построений при выяснении филогенетических отношений между *Lamiaceae* и другими родственными семействами подкласса *Lamiidae* (Смирнова, 1986; Ryding, 1995). Карпологические признаки имеют весьма важное значение для систематики губоцветных как на уровне семейства в целом, так и для отдельных его родов. Сравнение анатомического строения перикарпия представителей рода *Salvia* с другими родами губоцветных (Билимович, 1935; Wojciechowska, 1966) выявило существенные различия между ними.

В систематике рода *Salvia* L. положительные результаты дало использование признаков макроморфологии и анатомической структуры околоплодника, показавшее значительные различия между видами (Wojciechowska, 1958; Hedge, 1970). Исследования были выполнены на материале из Европы (18 видов) и юго-западной Азии (20 видов). В работе I. Hedge (1970) описан процесс ослизнения клеток наружной эпидермы перикарпия, характерный для большинства представителей рода *Salvia*. Механизм этого процесса и структурные особенности образующейся слизи рассмотрены автором в связи с систематическим положением исследованных видов. Макроморфологические признаки эремов шалфеев (масса, длина, форма и окраска) изучены у 30 видов в условиях интродукции (Ниязов, Ходжиматов, 1974; Байкова, 1996). Сравнительные исследования скульптуры клеток наружной эпидермы перикарпия представителей рода *Salvia* до сих пор не проводились. Между тем изучение особенностей ультраструктуры поверхности эремов некоторых других родов губоцветных (*Nepeta* L., *Betonica* L., *Stachys* L.) дало положительные результаты (Буданцев, 1993а, б; Крестовская, Васильева, 1998а, б).

Род шалфей (*Salvia*) — крупнейший в сем. *Lamiaceae* (до 700 видов; по: Airy Shaw, 1980). Со времени опубликования его последней монографической обработки (Briquet, 1897) прошло более 100 лет. Проведение ревизии в мировом масштабе и дальнейшая разработка системы рода затруднены вследствие его большого объема, почти космополитного распространения и недостаточной ясности филогенетических отношений между внутриродовыми таксонами. Для их выяснения требуется привлечение дополнительных признаков, в том числе и карпологических. Это и обусловило цель нашего исследования — сравнительное изучение морфологии и особенностей скульптуры поверхности эремов у видов из разных секций рода *Salvia*, представляющих различные группы родства.

Материал и методика

Исследованы зрелые эремы 49 видов шалфея. Большая их часть собрана с растений, выращенных в интродукционной коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС): *Salvia aethiopis*, *S. amasiaca*, *S. austriaca*, *S. canariensis*, *S. carduacea*, *S. coccinea*, *S. columbariae*, *S. deserta*, *S. farinacea*, *S. forskahlei*, *S. glutinosa*, *S. hispanica*, *S. jurisicii*, *S. nemorosa*, *S. nilotica*, *S. nutans*, *S. officinalis*, *S. patens*, *S. pratensis*, *S. przewalskii*, *S. reflexa*, *S. sclarea*, *S. splendens*, *S. stenophylla*, *S. taraxacifolia*, *S. tiliaefolia*, *S. verbenaca*, *S. verticillata*, *S. viridis*. Эремы *S. aegyptiaca*, *S. aurea*, *S. broussonetii*, *S. bulleyana*, *S. candelabrum*, *S. canescens*, *S. greggii*, *S. hians*, *S. interrupta*, *S. microphylla*, *S. nubicola*, *S. plebeia*, *S. ringens*, *S. scabiosifolia*, *S. spinosa*, *S. tomentosa* получены по делектусам из различных ботанических садов. Для уточнения видовой принадлежности выращенные из них образцы были определены по соответствующим региональным сводкам и определителям. Плоды *S. bucharica*, *S. drobovii*, *S. korolkovii*, *S. trautvetteri* получены из коллекции гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Исследованные виды рода *Salvia* относятся к 12 секциям согласно системе G. Bentham (1833) и к 15 секциям согласно системе J. Briquet (1897), т. е. охватывают почти все секции рода. Системы Bentham и Briquet отражают надвидовую структуру рода в его полном объеме, однако они в значительной степени устарели. Поэтому при отнесении исследованных видов к той или иной секции учтены более поздние таксономические работы. Для шалфеев Старого Света в основном придерживались системы А. М. Махмедова (1984). Для видов Нового Света указаны секции согласно монографической обработке подрода *Calosphace* (Epling, 1939). Они приводятся в скобках, так как эти секции сопоставимы с группами более низкого ранга в системах, принятых для других подродов.

Поверхность эремов после напыления золотом изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi-HHS-2R при 2 вариантах увеличения. В первом варианте подбиралось увеличение (от ×15 до ×50), позволяющее получить в кадре изображение эрема целиком. Второй вариант предусматривал получение информативного изображения ультраструктуры поверхности эрема при едином для всех видов увеличении ×300, обеспечивающем сопоставимость полученных результатов. У большинства видов исследовали по 3 эрема, типичных по макроморфологическим признакам. Их предварительный отбор из пробы осуществлялся с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 при увеличении ×32. У *S. bucharica*, *S. drobovii*, *S. korolkovii* и *S. trautvetteri* было просмотрено по 2 эрема. Для выяснения изменчивости признаков ультраструктуры поверхности просматривали разные ее участки. Наибольшие различия характерны для поверхности в базальной части, прилегающей к рубчику. В анализ включены признаки строения стандартных центральных участков вентральной поверхности эремов. При описании скульптуры поверхности эремов в целом принята терминология, предложенная Буданцевым (1993а, б) и уточненная Крестовской и Васильевой (1998а, б) для других родов сем. *Lamiaceae*, с учетом особенностей рода *Salvia*.

Результаты и обсуждение

Приводим описание эремов исследованных растений.

Subgen. *Salvia*

Sect. *Salvia* (= Sect. *Eusphace* Benth.)

S. officinalis L. (табл. I, *2*, *3*). Эремы темно-бурые, 2.4—2.9 мм дл., 2.1—2.4 мм шир., широкоэллипсоидальные, почти шаровидные, без выраженных ребер, с небольшим округлым базальным рубчиком и закругленной верхушкой. Поверхность гладкая, крупноячеистая, сложена округлыми клетками с прямыми, сильно утолщенными, выступающими антиклинальными стенками (АС) и сильно погруженными, плоскими, тонко морщинистыми наружными периклинальными стенками (НПС).

S. interrupta Schousb. (табл. I, *1*). Эремы темно-бурые, почти черные, 3.3—3.7 мм дл., 2.7—3.1 мм шир., широкоэллипсоидальные, без выраженных ребер, с закругленными верхушкой и основанием, с небольшим округло-треугольным или ромбовидным, почти базальным рубчиком. Поверхность гладкая, ямчатая, образована округлыми полигональными клетками с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС и с резкими углублениями в центре НПС. Скульптура НПС тонко морщинисто-струйчатая.

S. candelabrum Boiss. (табл. I, *5*). Эремы темно-бурые, часто с более темной сетчатостью, 3.0—3.6 мм дл., 2.4—3.0 мм шир., широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, со слабо выраженными латеральными ребрами или без них, с закругленной верхушкой, округло-треугольным или ромбовидным, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро обыкновенно килеватое. Поверхность гладкая, глубокоячеистая, сложена округлыми клетками с выступающими, сильно утолщенными АС и глубоко вогнутыми в центральной части НПС с морщинисто-струйчатой скульптурой.

S. tomentosa Mill. (табл. I, *4*). Эремы темно-бурые, почти черные, 3.0—3.3 мм дл., 2.2—2.5 мм шир., эллипсоидальные, без выраженных латеральных ребер, с небольшим округлым, почти базальным рубчиком и закругленной верхушкой. Вентральное ребро обыкновенно не выражено, иногда выражено слабо. Поверхность гладкая, неясно ячеисто-ямчатая, образована неправильными по форме клетками с извилистыми, неравномерно утолщенными и неравномерно приподнимающимися над поверхностью АС и неравномерно вогнутыми НПС с морщинисто-струйчатой скульптурой.

S. ringens Sibth. et Sm. Эремы темно-бурые, почти черные, 2.9—3.4 мм дл., 2.1—2.5 мм шир., эллипсоидальные, трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, с округлым базальным рубчиком и лопастной верхушкой. Вентральное ребро хорошо выражено, ближе к верхушке — килеватое. Поверхность гладкая, неясноскульптурированная, с переходом к слабобугорчатой. Поверхностные клетки неправильной формы, АС погруженные, с нечеткими границами. НПС неравномерно выпуклые или с небольшими углублениями в центре, образуют сложный рельеф поверхности. Скульптура НПС тонко морщинисто-струйчатая.

S. scabiosifolia Lam. Эремы темно-бурые, почти черные, 3.0—3.3 мм дл., 2.4—2.8 мм шир., широкояйцевидные, со слабо выраженными латеральными и вентральным ребрами, с закругленной верхушкой и небольшим округлым, почти базальным рубчиком. Поверхность гладкая, неясноскульптурированная с переходом к слабобугорчатой. Бугорки мелкие, образованы группами клеток, приподнимающихся над поверхностью. Между бугорками поверхность неясно сетчато-ямчатая, сложена мелкими клетками неправильной формы с погруженными, слабо утолщенными АС и тонко струйчато-морщинистыми, выпуклыми или вогнуто-ямчатыми НПС.

S. taraxacifolia Coss. ex Hook. f. Эремы темно-коричневые, 2.1—2.4 мм дл., 1.5—1.7 мм шир., эллипсоидальные, сглаженно трехгранные, со слабо выраженными, килеватыми в основании латеральными ребрами, с небольшим округлым базальным рубчиком и закругленной верхушкой. Вентральное ребро выражено отчетливо от основания до 1/3 или 1/2 длины эрема. Поверхность гладкая, сетчатая, образована округло-продолговатыми полигональными клетками с прямыми, погруженными АС без утолщений и слабо выпуклыми или плоскими, иногда с небольшим углублением НПС. Скульптура тонко струйчато-морщинистая.

Sect. *Hymenosphace* Benth.

S. bucharica Popov (табл. I, *7*). Эремы темно-коричневые, 3.5—4.0 мм дл., 2.5—3.0 мм шир., широкоэллипсоидальные, со слабо выраженными латеральными ребрами, со слегка заостренной верхушкой, округло-треугольным, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, сетчато-ямчатая, сложена округлыми полигональными клетками с прямыми, погруженными, слабо утолщенными АС и выпуклыми, плоскими или вогнутыми НПС. Скульптура тонко струйчато-морщинистая.

S. korolkovii Regel et Schmalh. (табл. I, *8*). Эремы темно-коричневые, 3.7—4.2 мм дл., 3.2—3.6 мм шир., широкоэллипсоидальные, почти шаровидные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой, округло-треугольным почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверх-

ность гладкая, неясноскульптурированная, образована неправильными по форме клетками с нечеткими границами. АС извилистые, неравномерно утолщенные и неравномерно выступающие. НПС неравномерно выпуклые или вогнутые, образующие сложный рельеф поверхности. Скульптура грубо морщинисто-струйчатая.

Sect. *Sogdosphace* R. Kam. et Machmedov (Sect. *Physosphace* Bunge, p. p.)

S. trautvetteri Regel (табл. I, *6*). Эремы светло-бурые, 3.8—4.2 мм дл., 2.9—3.2 мм шир., широкоэллипсоидальные, сглаженно трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой, небольшим округлым базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, ямчатая, образована треугольными или полигональными клетками с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС и вогнуто-ямчатыми НПС с грубо зернисто-складчатой скульптурой.

Sect. *Eurysphace* E. Peter (Sect. *Drymosphace* Benth., p. p.)

S. bulleyana Diels. Эремы коричневые, блестящие, 1.5—2.0 мм дл., 1.2—1.5 мм шир., широкоэллипсоидальные или широкояйцевидные, с отчетливыми, часто килеватыми латеральными ребрами и двумя параллельными вентральными ребрами, разделенными продольной бороздой. Верхушка закругленная, рубчик сильно выступающий, треугольный, почти базальный. Поверхность гладкая, ячеистая, с переходом к слабобугорчатой, образована продолговатыми полигональными клетками с прямыми, утолщенными, выступающими АС и вогнутыми НПС с мелкоморщинистой скульптурой.

S. hians Royle. Эремы серовато-бурые, с более или менее заметными коричневыми точками, 2.6—3.3 мм дл., 1.9—2.4 мм шир., обратнояйцевидные или эллипсоидальные, уплощенные, с отчетливыми, килеватыми в основании латеральными ребрами, закругленной верхушкой и треугольным или округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо, более чем на 1/2 длины эрема, в основании часто килеватое. Поверхность гладкая, неясноячеистая, с переходом к слабобугорчатой, сложена клетками неправильной формы с извилистыми, неравномерно утолщенными, выступающими АС с нечеткими границами и неравномерно вогнутыми НПС.

S. przewalskii Maxim. (табл. I, *9*). Эремы зеленовато-бурые, с темно-коричневыми точками, 3.3—4.0 мм дл., 2.3—2.8 мм шир., обратнояйцевидные или эллипсоидальные, уплощенные, с отчетливыми латеральными ребрами, слабо закругленной, почти прямой верхушкой и округлым латеральным или почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено более или менее отчетливо. Поверхность гладкая, неясноячеистая, с переходом к слабобугорчатой, сложена клетками неправильной формы с извилистыми, выступающими АС с нечеткими границами и неравномерно вогнутыми НПС. Скульптура мелкоморщинистая.

Sect. *Drymosphace* Benth.

S. nubicola Wall. Эремы зеленовато-бурые, блестящие, 3.0—3.5 мм дл., 2.1—2.3 мм шир., эллипсоидальные или обратнояйцевидные, уплощенные или трехгранные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, иногда килеватыми в основании, с закругленной верхушкой, округлым или треугольным, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо, часто лишь до 1/2 длины эрема. Поверхность гладкая, ячеистая, образована продолговатыми полигональными клетками с прямыми, утолщенными, слабо выступающими АС и плоскими или слабо вогнутыми НПС с мелкоморщинистой скульптурой.

S. glutinosa L. (табл. I, *10*, *11*). Эремы светло-бурые, 2.7—3.1 мм дл., 1.7—1.9 мм шир., обратнояйцевидные или эллипсоидальные, уплощенные, с килеватыми в основании латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым или треугольным, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо, не более чем на 1/3 длины эрема. Поверхность гладкая, ячеистая, сложена продолговатыми и округлыми полигональными клетками с прямыми, утолщенными, выступающими АС и вогнутыми НПС. Скульптура мелкоморщинистая.

S. forskahlei L. (табл. I, *12*). Эремы темно-бурые, почти черные, 1.6—2.0 мм дл., 1.6—1.9 мм шир., шаровидные или широкоэллипсоидальные, сглаженно трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, с закругленной верхушкой и округлым, почти базальным, слегка выступающим рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, неясноячеистая, образована клетками неправильной формы с извилистыми, неравномерно утолщенными, неравномерно выступающими АС и вогнутыми НПС с грубоморщинистой скульптурой.

Sect. *Nactosphace* Briq. (Sect. *Hymenosphace* Benth., p. p.)

S. aurea L. (табл. II, *1*). Эремы темно-коричневые, 3.7—4.1 мм дл., 2.9—3.2 мм шир., широкояйцевидные, суженные к основанию, со слабо выраженными латеральными ребрами, с закругленной или почти прямой верхушкой и округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, неясносетчатая, с переходом к слабобугорчатой. Образована клетками неправильной формы

с извилистыми, погруженными, слабо утолщенными АС и неравномерно выпуклыми НПС с мелко морщинисто-струйчатой скульптурой.

S. canariensis L. (табл. II, *2*, *3*). Эремы темно-бурые, 1.9—2.5 мм дл., 1.4—1.7 мм шир., чечевицеобразные (округло-веретеновидные), трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, острой верхушкой и треугольным базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность мелкобугорчатая, бугорки образованы группами клеток. В промежутках между бугорками поверхность неясноячеистая, сложена клетками неправильной формы с извилистыми, неравномерно утолщенными, неравномерно выступающими АС; НПС неравномерно вогнутые, часто с углублением в центре, реже выпуклые, с тонко струйчато-морщинистой скульптурой.

S. broussonetii Benth. Эремы темно-бурые, 2.2—2.6 мм дл., 1.4—1.7 мм шир., округло-веретеновидные, сглаженно трехгранные, с отчетливыми, иногда килеватыми в основании латеральными ребрами, заостренной, закругленной или почти прямой верхушкой, суженным и слегка оттянутым основанием и небольшим округлым или ромбовидным базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность мелкобугорчатая, бугорки образованы группами клеток. В промежутках между бугорками поверхность неясносетчатая, образована клетками неправильной формы с извилистыми, слабо утолщенными, погруженными АС и плоскими или слабовогнутыми НПС. Скульптура тонко струйчато-морщинистая.

Subgen. *Macrosphace* Pobed.

S. drobovii Botsch. (табл. II, *4*). Эремы светло-коричневые, 3.8—4.2 мм дл., 2.9—3.2 мм шир., широкоэллипсоидальные, суженные в основании, сглаженно трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой, округло-треугольным, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, ямчатая, образована треугольными или полигональными клетками с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС; НПС с резкими углублениями в центре и с грубо зернисто-складчатой скульптурой.

Subgen. *Sclarea* (Moench) Benth.

Sect. *Horminum* (Moench) Benth.

S. viridis L. (табл. II, *5*, *6*). Эремы темно-бурые, 2.7—3.0 мм дл., 1.4—1.7 мм шир., эллипсоидальные, уплощенные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым латеральным рубчиком. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, неясноскульптурированная. АС поверхностных клеток слабоутолщенные, погруженные или неравномерно выступающие, с нечеткими границами. НПС выгнутые или неравномерно вогнутые, что создает сложный рельеф поверхности. Структура НПС мелко струйчато-морщинистая.

Sect. *Aethiopis* Benth. (= Sect. *Stenarrhena* (Don) Briq.)

S. aethiopis L. (табл. II, *7*, *8*). Эремы коричневые, 2.1—2.4 мм дл., 1.4—1.6 мм шир., обратнояйцевидные или эллипсоидальные, трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность гладкая, неясносетчатая, образована мелкими клетками неправильной формы со слабо извилистыми, слабо утолщенными, погруженными АС; НПС плоские или с небольшим углублением в центре, с мелко струйчато-морщинистой скульптурой.

S. sclarea L. (табл. II, *9*). Эремы коричневые, с более темной сетчатостью, 2.0—2.3 мм дл., 1.6—1.9 мм шир., эллипсоидальные или широкоэллипсоидальные, трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и небольшим округлым латеральным рубчиком. Вентральное ребро выражено более или менее отчетливо. Поверхность гладкая, неясносетчатая, с переходом к мелкобугорчатой, сложена мелкими клетками неправильной формы с погруженными, слабо утолщенными АС с нечеткими границами; НПС выгнутые или неравномерно вогнутые, со струйчато-морщинистой скульптурой.

S. canescens C. A. Mey. Эремы коричневые, с более темной сетчатостью, 2.0—2.3 мм дл., 1.6—1.9 мм шир., эллипсоидальные или широкоэллипсоидальные, трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и небольшим округлым латеральным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность гладкая, неясносетчатая, с переходом к мелкобугорчатой, сложена мелкими клетками неправильной формы с погруженными, слабо утолщенными АС и выгнутыми или неравномерно вогнутыми НПС.

S. spinosa L. Эремы серые, с бурой сетчатостью и темными точками, блестящие, 2.4—2.7 мм дл., 2.0—2.3 мм шир., широкоэллипсоидальные, трехгранные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и небольшим округлым почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность гладкая, неясносетчатая, образована клетками неправильной формы со слабо извилистыми, слабо утолщенными, погруженными АС; НПС плоские или слабо вогнутые.

Sect. *Plethiosphace* Benth.

S. deserta Schangin. Эремы темно-бурые, 1.7—2.0 мм дл., 1.4—1.6 мм шир., эллипсоидальные, трехгранные или сглаженно трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым латеральным рубчиком. Вентральное ребро выражено обыкновенно отчетливо. Поверхность гладкая, неясносетчатая, образована клетками неправильной формы с погруженными, слабо утолщенными, слабо извилистыми АС и выпуклыми, плоскими или ямчато-вогнутыми НПС с мелко струйчато-морщинистой скульптурой.

S. austriaca Jacq. Эремы темно-коричневые, 1.7—2.1 мм дл., 1.3—1.6 мм шир., эллипсоидальные, сглаженно трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, неясносетчатая с переходом к мелкобугорчатой. Бугорки образованы группами клеток, выступающих над поверхностью. Между бугорками клетки неправильной формы со слабо извилистыми, погруженными АС без утолщений; НПС слабо выпуклые, плоские или вогнутые, с небольшим углублением в центре. Скульптура мелко струйчато-морщинистая.

S. nemorosa L. Эремы темно-бурые, 1.5—1.7 мм дл., 1.2—1.5 мм шир., широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым, треугольным или ромбовидным латеральным или почти базальным рубчиком. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, неясноячеистая, сложена клетками неправильной формы с неравномерно утолщенными АС и вогнутыми или плоскими НПС со струйчато-морщинистой скульптурой.

S. nutans L. Эремы темно-коричневые, 2.0—2.2 мм дл., 1.6—1.9 мм шир., широкоэллипсоидальные, уплощенные или трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым или округло-треугольным, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо, реже — отчетливо. Поверхность гладкая, неясносетчатая. Поверхностные клетки неправильной формы со слабо утолщенными, погруженными АС с нечеткими границами; НПС выпуклые, плоские или ямчато-вогнутые. Скульптура мелко струйчато-морщинистая.

S. jurisicii Cošanin. Эремы коричневые, 1.9—2.1 мм дл., 1.4—1.6 мм шир., широкоэллипсоидальные или обратнояйцевидные, сглаженно трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой. и округлым или округло-треугольным латеральным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо, реже — отчетливо. Поверхность гладкая, неясносетчатая, сложена клетками неправильной формы с погруженными, слабо утолщенными АС с нечеткими границами и выпуклыми, плоскими или неравномерно вогнутыми НПС с мелко струйчато-морщинистой скульптурой.

S. pratensis L. (табл. II, *10*). Эремы темно-бурые, 1.8—2.0 мм дл., 1.4—1.7 мм шир., широкояйцевидные, трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округло-треугольным базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность гладкая, неясноскульптурированная. Поверхностные клетки неправильной формы, с извилистыми, слабо утолщенными, погруженными АС с нечеткими границами; НПС выпуклые или вогнутые, часто с углублением в центре, создающие сложный рельеф поверхности. Скульптура НПС грубо струйчато-морщинистая.

S. verbenaca L. (табл. II, *11*, *12*). Эремы темно-бурые, почти черные, 2.1—2.3 мм дл., 1.7—1.9 мм шир., широкоэллипсоидальные, без отчетливо выраженных ребер, с закругленной верхушкой и округлым латеральным или почти базальным рубчиком. Поверхность гладкая, неясноячеистая, образована клетками неправильной формы с извилистыми, неравномерно утолщенными, выступающими АС и неравномерно вогнутыми или выпуклыми НПС с морщинисто-струйчатой скульптурой.

Subgen. *Leonia* (La Llave et Lex.) Benth.

Sect. *Pycnosphace* Benth.

S. columbariae Benth. Эремы серые с темно-бурым рисунком из мелких пятен, образующих скопления неправильной формы, блестящие, 1.9—2.2 мм дл., 1.2—1.3 мм шир., эллипсоидальные, трехгранные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой, небольшим округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо, от основания до 1/2 длины эрема или более. Поверхность гладкая, неравнокрупносетчатая, сложена рядами продольно вытянутых, полигональных ячеек, образованных группами клеток; границы ячеек слабо извилистые или прямые. АС по периметру ячеек отчетливо заметные, погруженные, либо утолщенные. Клеточное строение внутри ячеек маскируется кутикулой, АС едва различимые, слабо погруженные; НПС гладкие, слабо выступающие, с небольшим углублением в центре или плоские.

Sect. *Echinosphace* Benth.

S. carduacea Benth. Эремы желтовато-серые с бурыми точками и мелкими пятнами неправильной формы, 3.0—3.2 мм дл., 2.2—2.4 мм шир., яйцевидные или эллипсоидальные, трехгранные, с отчетливыми латеральными ребрами, закругленной верхушкой, небольшим округлым базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность гладкая, ячеистая, сложена округло-продолговатыми, полигональными клетками, с прямыми, выступающими, утолщенными АС и вогнутыми НПС.

Sect. *Heterosphace* Benth.

S. stenophylla Burch. ex Benth. (см. рисунок, *1*, *2*). Эремы коричневые, 1.6—1.8 мм дл., 1.5—1.6 мм шир., широкояйцевидные, почти шаровидные, трехгранные, с килеватыми у основания латеральными ребрами, со слабо закругленной, почти прямой верхушкой и округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность гладкая, сетчатая, образована округло-продолговатыми полигональными клетками с прямыми, без утолщений, погруженными АС и выпуклыми НПС. Скульптура зернистая или складчато-морщинистая.

Sect. *Neosphace* Briq. (Sect. *Heterosphace* Benth., p. p.)

S. nilotica Juss. ex Jacq. Эремы коричневые, с темно-бурой сетчатостью, 1.5—1.8 мм дл., 1.0—1.4 мм шир., широкоэллипсоидальные, сглаженно трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность гладкая, неясносетчатая, образована округло-продолговатыми полигональными клетками с прямыми, погруженными АС без утолщений; НПС выпуклые, плоские или неравномерно вогнутые. Скульптура НПС мелко струйчато-морщинистая.

Sect. *Eremosphace* Bunge (Sect. *Notiosphace* Benth., p. p.)

S. aegyptiaca L. (см. рисунок, *3*). Эремы темно-серые, 1.4—1.9 мм дл., 0.7—1.0 мм шир., узкоэллипсоидальные или клиновидно-эллипсоидальные, уплощенно трехгранные, суженные в основании, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, закругленной или почти прямой верхушкой, небольшим округлым латеральным рубчиком. Вентральное ребро обыкновенно выражено отчетливо. Поверхность гладкая, неясноячеистая, сложена клетками неправильной формы, с извилистыми, неравномерно утолщенными, выступающими АС и вогнутыми, у многих клеток глубоко погруженными НПС.

Sect. *Notiosphace* Benth. emend. Bunge

S. plebeia R. Br. Эремы бурые, 0.8—1.0 мм дл., 0.7—0.8 мм шир., широкоэллипсоидальные, сглаженно трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и небольшим округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, неясноячеистая, сложена клетками неправильной формы, с извилистыми, неравномерно утолщенными, слабо выступающими АС и вогнутыми или плоскими НПС. Скульптура струйчато-морщинистая.

Sect. *Hemisphace* Benth.

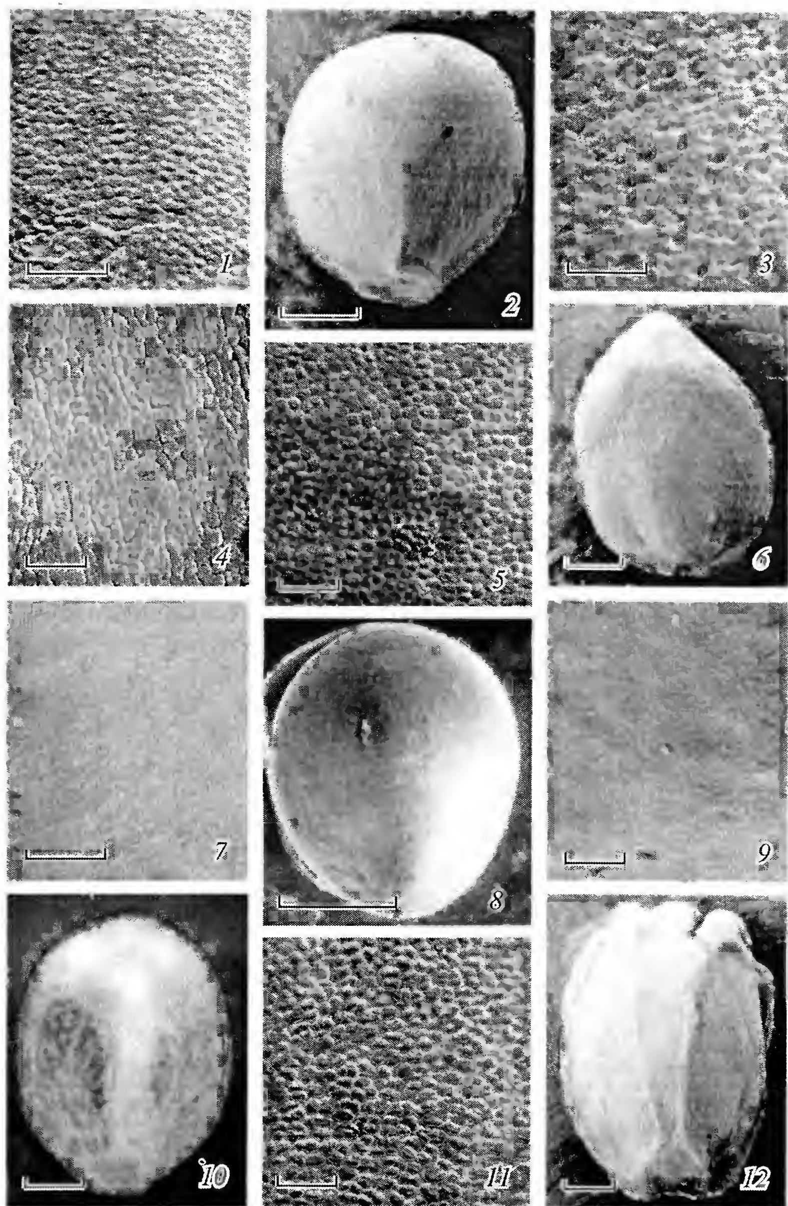
S. verticillata L. Эремы светло-коричневые, 1.7—2.1 мм дл., 1.3—1.6 мм шир., широкоэллипсоидальные, трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и небольшим округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность бородавчатая. Бугорки с плоской или погруженной верхушкой, образованы валиками радиально вытянутых клеток. Между бугорками поверхность неясносетчатая, образована мелкими округло-продолговатыми полигональными клетками со слабо извилистыми, слабо утолщенными, погруженными АС с нечеткими границами и выпуклыми или неравномерно вогнутыми НПС с морщинисто-струйчатой скульптурой.

S. amasiaca Freyn et Bornm. Эремы темно-бурые, 1.8—1.9 мм дл., 1.1—1.3 мм шир., эллипсоидальные, трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и округлым латеральным или почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность бородавчатая. Между бугорками поверхность неясносетчатая, образована мелкими округло-продолговатыми полигональными клетками со слабо извилистыми, слабо утолщенными, погруженными АС и неравномерно выпуклыми или неравномерно вогнутыми НПС с мелко струйчато-морщинистой скульптурой.

Subgen. *Calosphace* (Benth.) Benth. (= Subgen. *Jungia* (Moench) Briq.)

S. arizonica A. Gray (Sect. *Uliginosae*). Эремы серовато-бурые с темно-бурым рисунком из пятен неправильной формы, образующих скопления, блестящие, 1.8—2.1 мм дл., 1.4—1.6 мм шир., широкояйцевидные, сужающиеся в основании, с отчетливыми латеральными ребрами, закругленной верхушкой, небольшим округло-треугольным, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро не выражено. Поверхность слабобугорчатая, бугорки немногочисленные, образованы группами приподнимающихся над поверхностью клеток. Между бугорками поверхность сетчатая, состоит из мелких продолговатых полигональных клеток с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС и слабо выпуклыми или плоскими НПС с мелкозернистой скульптурой.

S. patens Cav. (Sect. *Blakea*) (см. рисунок, *4*). Эремы коричнево-бурые, часто с более темной сетчатостью, 3.2—3.7 мм дл., 2.5—2.8 мм шир., эллипсоидальные до широкоэллипсоидальных, сглаженно-трехгранные, со слабо выраженными латеральными ребрами, закругленной верхушкой и небольшим



Эремы видов рода *Salvia* (subgen. *Leonia, Calosphace*).

1, 2 — *S. stenophylla*; *3* — *S. aegyptiaca*; *4* — *S. patens*; *5, 6* — *S. coccinea*; *7* — *S. reflexa*; *8, 9* — *S. tiliaefolia*; *10* — *S. microphylla*; *11, 12* — *S. splendens*, *1, 3—5, 7, 9, 11* — поверхность; *2, 6, 8, 10, 12* — общий вид. Масштабная линейка: *1, 3—5, 7, 9, 11* — 50 мкм; *2, 6, 8, 10, 12* — 500 мкм.

округлым базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, неравнокрупносетчатая. Группы поверхностных клеток образуют ячейки, значительно различающиеся по размерам, неправильной формы, с извилистыми границами. Поверхностные клетки неправильной формы, с извилистыми, слабо утолщенными АС, глубоко погруженными по периметру ячеек и с неясными границами внутри ячеек; НПС неравномерно выпуклые, с морщинисто-бугорчатой скульптурой.

S. reflexa Hornem. (Sect. *Glareosae*) (см. рисунок, *7*). Эремы серые с темно-бурым рисунком из пятен неправильной формы различного размера, 2.4—2.7 мм дл., 1.5—1.8 мм шир., эллипсоидальные, трехгранные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, закругленной или почти прямой верхушкой и маленьким округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность

сетчатая, образована мелкими, округлыми, полигональными клетками с прямыми, слабо утолщенными погруженными АС и слабо выступающими, плоскими или слабо вогнутыми НПС с мелкозернистой скульптурой.

S. hispanica L. (Sect. *Potiles*). Эремы серые с темно-бурым рисунком из пятен неправильной формы, блестящие, 1.9—2.2 мм дл., 1.2—1.5 мм шир., эллипсоидальные, уплощенные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, закругленными верхушкой и основанием, с очень маленьким округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро не выражено или выражено слабо. Поверхность гладкая, неравнокрупносетчатая, состоит из ячеек неправильной формы с извилистыми границами, образованных группами клеток. АС по периметру ячеек отчетливо заметные, погруженные, слабо утолщенные. Клеточное строение внутри ячеек маскируется кутикулой; АС едва различимые, слабо погруженные; НПС гладкие, слабо выступающие, плоские или слабо вогнутые.

S. coccinea Etl. (Sect. *Subrotundae*) (см. рисунок, *5*, *6*). Эремы буровато-серые с темно-бурым рисунком из пятен различного размера, образующих скопления неправильной формы, 2.5—3.0 мм дл., 1.2—1.4 мм шир., клиновидно-эллипсоидальные, сужающиеся в апикальной части, или узкоэллипсоидальные, трехгранные, с отчетливыми латеральными ребрами, острой, иногда килеватой верхушкой, закругленным основанием и небольшим округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено отчетливо. Поверхность гладкая, сетчатая, образована округлыми клетками с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС и выпуклыми НПС с зернистой скульптурой.

S. greggii A. Gray (Sect. *Flocculosae*). Эремы темно-бурые, с едва заметным более темным рисунком из пятен неправильной формы, 3.4—3.8 мм дл., 1.8—2.2 мм шир., эллипсоидальные, слегка сужающиеся в апикальной части, уплощенные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, острой верхушкой, закругленным основанием и округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, сетчатая, с переходом к слабобугорчатой, образована мелкими округлыми полигональными клетками с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС и слабо выступающими или плоскими, иногда с небольшим углублением в центре, мелкозернистыми НПС.

S. S. farinacea Benth. (Sect. *Farinaceae*). Эремы серовато-бурые с более темной сетчатостью или рисунком из немногочисленных бурых пятен неправильной формы, блестящие, 1.6—2.1 мм дл., 1.1—1.4 мм шир., эллипсоидальные, слегка уплощенные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, закругленными верхушкой и основанием, маленьким округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо или отсутствует. Поверхность гладкая, неравнокрупносетчатая. АС клеток слабо утолщенные, погруженные, хорошо различимы по периметру ячеек и с нечеткими границами внутри ячеек. НПС выпуклые, плоские или вогнутые, неравномерно погруженные, что создает сложный рельеф поверхности. Скульптура НПС мелкозернистая.

S. tiliaefolia Vahl (Sect. *Angulatae*) (см. рисунок, *8*, *9*). Эремы серые с почти сплошным рисунком из темно-бурых пятен неправильной формы, блестящие, 1.1—1.4 мм дл., 0.7—1.0 мм шир., эллипсоидальные, уплощенные, сглаженно-трехгранные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, закругленными верхушкой и основанием, с очень маленьким округлым латеральным или почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность гладкая, неравнокрупносетчатая, состоит из ячеек неправильной формы с извилистыми границами, образованных группами клеток. АС по периметру ячеек отчетливо заметные, погруженные, слабо утолщенные. Клеточное строение внутри ячеек маскируется кутикулой. АС слабо погруженные, с нечеткими границами; НПС слабо выступающие, плоские или с углублением в центре, гладкие.

S. microphylla Kunth (Sect. *Fulgentes*) (см. рисунок, *10*). Эремы темно-серые, с почти черным рисунком из пятен неправильной формы, блестящие, 2.5—2.8 мм дл., 1.5—1.7 мм шир., эллипсоидальные, уплощенные, с отчетливо выраженными латеральными ребрами, закругленными верхушкой и основанием, с очень маленьким округлым, почти базальным рубчиком. Вентральное ребро выражено слабо. Поверхность сетчатая с переходом к слабобугорчатой. Бугорки образованы группами клеток, слегка возвышающихся над поверхностью эрема. Поверхностные клетки округло-продолговатые, полигональные, с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС и слабо выступающими или плоскими НПС, иногда с небольшими углублениями в центре. Скульптура НПС мелкозернистая.

S. splendens Sellow ex Roem. et Schult. (Sect. *Secundae*) (см. рисунок, *11*, *12*). Эремы темно-бурые с более темным рисунком из пятен неправильной формы, 2.9—3.4 мм дл., 1.7—2.0 мм шир., клиновидно-эллипсоидальные, трехгранные, с отчетливо выраженными килеватыми латеральными ребрами, слабо закругленной, почти прямой верхушкой с двумя–четырьмя килеватыми лопастями, округло-треугольным, почти базальным рубчиком. Вентральные ребра в числе 1, реже 2, выражены отчетливо, в основании килеватые. Поверхность гладкая, неясносетчатая, образована клетками неправильной формы с сильно погруженными, извилистыми АС и выпуклыми НПС с морщинисто-бугорчатой скульптурой.

Эремы у исследованных видов рода *Salvia* имеют форму от узкоэллипсоидальной до почти шаровидной, а также яйцевидную, реже — округло-веретеновидную. Положение наиболее широкой части эрема у многих видов варьирует, что обусловливает различные сочетания форм. В поперечном сечении эремы варьируют от сглаженно трехгранных до эллиптических или почти округлых, обыкновенно более или менее уплощенные в дорзовентральном направлении, с ребрами (2 латеральными и 1, редко

2, вентральными) разной степени выраженности или без них, в основании слегка или заметно суженные, реже закругленные, на верхушке обыкновенно закругленные, реже заостренные или усеченные, с почти прямой или лопастной верхушкой. Рубчик небольшой (особенно маленький у видов из подрода *Calosphace*), базальный или почти базальный, редко латеральный, округлой, реже округло-треугольной или ромбовидной формы.

Морфологические признаки эремов исследованных шалфеев не позволяют однозначно определить секционную принадлежность видов, однако некоторые закономерности все же выявляются. Наиболее крупные эремы (3.5—4.2 мм дл., 2.5—3.6 мм шир.) свойственны видам из подродов *Macrosphace* и *Salvia*, в последнем — представителям секций *Sogdosphace*, *Hymenosphace* и *Nactosphace*. Наиболее мелкие (0.8—1.9 мм дл., 0.7—1.0 мм шир.) отмечены в секциях *Notiosphace*, *Eremosphace* подрода *Leonia* и у *S. tiliaefolia* из подрода *Calosphace*. Однако в подроде *Calosphace* имеются виды и с крупными эремами (например, *S. greggii*).

По форме эремов также выявлены различия. Так, видам из секций *Salvia*, *Hymenosphace*, *Sogdosphace* и подрода *Macrosphace* свойственны неуплощенные эремы со слабо выраженными ребрами или без них. Значительно уплощенные эремы со слабо выраженным вентральным ребром или без него характерны для большинства шалфеев подрода *Calosphace*, а также секций *Horminum* и *Drymosphace*. Основание эремов у видов подрода *Calosphace* закругленное, у видов из других подродов часто суженное, заостренное. Канарские шалфеи из секц. *Nactosphace* — *S. canariensis* и *S. broussonetii* — имеют эремы характерной чечевицеобразной (округло-веретеновидной) формы, чем отличаются от южноафриканского *S. aurea* из этой же секции. Эти различия подтверждают мнение о канарских видах как отдельной самостоятельной ветви секц. *Nactosphace* (Байкова, 2001) и согласуются с выделением в пределах этой секции двух групп (Hedge, 1974a).

Для двух видов из разных подродов — *S. bulleyana* и *S. splendens* — установлено наличие 2 вентральных ребер (у первого вида эремы с двумя ребрами преобладают, у второго — составляют менее 25 % в исследованной выборке). Оба вида отличаются от остальных представителей соответствующих подродов и секций также по другим признакам эремов (окраска, текстура и оттянутое основание у *S. bulleyana*, лопастная верхушка у *S. splendens*), что позволяет использовать макроморфологические признаки плодов для диагностики этих видов.

Окраска эремов исследованных видов преимущественно бурая, иногда с сероватым, зеленоватым или желтоватым оттенком, редко серая. У многих видов из секций *Aethiopis*, *Plethiosphace*, *Salvia*, *Drymosphace* имеется сетчатый рисунок, так как поверхность над жилками окрашена в темно-бурый цвет. Однако по мере вызревания эремов и приобретения ими более темной основной окраски сетчатость становится незаметна, что существенно затрудняет использование этого признака в диагностических целях. Особенности окраски важны для идентификации шалфеев из подрода *Calosphace*: для большинства из них характерен более темный «мраморный» рисунок из сливающихся пятен неправильной формы.

По характеру ультраструктуры для исследованных видов установлено два основных типа поверхности наружной эпидермы перикарпия: гладкая и скульптурированная. Плоды большинства исследованных шалфеев имеют гладкую поверхность, скульптурированные эремы характерны лишь для 5 видов, в основном из филогенетически продвинутых групп, главным образом, древнесредиземноморского генезиса — секц. *Hemisphace* и канарских видов из секц. *Nactosphace*. Это позволяет предполагать скульптурированный тип поверхности эремов у шалфеев производным по отношению к гладкому.

Скульптурированный тип представлен в роде *Salvia* двумя вариантами: бугорчатым и бородавчатым. Для бугорчатой поверхности характерно наличие бугорков, образованных группами клеток перикарпия, выступающими над поверхностью граней эрема. На бородавчатой поверхности имеются бугорки с плоской или погруженной верхушкой, образованные валиками радиально вытянутых клеток.

Гладкие эремы имеют 4 основных варианта поверхности: сетчатую, ячеистую, неясноскульптурированную и неравнокрупносетчатую. Сетчатая поверхность образована округлыми или продолговатыми полигональными клетками с прямыми, погруженными АС, слабо утолщенными или без утолщений; НПС выпуклые или с небольшим углублением в центре. Разновидностью сетчатой поверхности является ямчатая, сложенная клетками со слабо утолщенными АС и с резкими углублениями в центре НПС. Ячеистая поверхность образуется округлыми или полигональными клетками с прямыми, сильно утолщенными, выступающими АС; НПС вогнутые или плоские, погруженные. Неясноскульптурированная поверхность сложена клетками неправильной формы, с извилистыми, погруженными или неравномерно выступающими АС; НПС неравномерно выпуклые или неравномерно вогнутые, часто создают сложный рельеф поверхности. Скульптура поверхности обыкновенно маскируется толстым слоем кутикулы, из-за чего границы клеток кажутся нечеткими. Как варианты мы выделяем неясносетчатую поверхность с погруженными АС и неясноячеистую с сильно утолщенными выступающими АС. Неравнокрупносетчатая поверхность состоит из ячеек неправильной формы с извилистыми границами, образованных группами клеток. АС по периметру ячеек отчетливо заметные, погруженные, слабо утолщенные. Клеточное строение внутри ячеек маскируется кутикулой; АС слабо погруженные, с нечеткими границами; НПС слабо выступающие, плоские или с углублением в центре, гладкие или мелкозернистые.

Установлено, что виды с ясно выраженной ячеистой или сетчатой поверхностью принадлежат к подродам *Salvia* и *Leonia*, имеющим палеогеновые исходные типы (Байкова, 2001). Встречающиеся в этих подродах эремы с неясноскульптурированной поверхностью обычно характерны для видов из эволюционно продвинутых групп, имеющих цветки, специализированные по совокупности морфологических признаков. Например, в секц. *Hymenosphace* представитель типовой подсекц. *S. bucharica* имеет сетчатую поверхность эремов, а *S. korolkovii* из подсекц. *Odontochilus* (Pobed.) Machmedov со стерильными передними гнездами пыльников — неясноскульптурированную. Эремы у представителей филогенетически более молодого (неогенового) подрода *Sclarea* имеют однотипную неясноскульптурированную поверхность, клеточное строение которой маскируется слоем кутикулы.

Особый вариант ямчатой поверхности установлен нами для эремов некоторых среднеазиатских шалфеев из секц. *Sogdosphace* подрода *Salvia* и из подрода *Macrosphace*. Он отличается от всех исследованных нами видов рода треугольными или полигональными клетками с прямыми, слабо утолщенными погруженными АС и НПС с резкими углублениями в центре и с грубо зернисто-складчатой скульптурой. Идентичность ультраструктуры поверхности эремов в обеих группах подтверждает мнение Hedge (1974b) об их родстве и отмеченную нами ранее (Байкова, 2001) целесообразность придания подроду *Macrosphace* ранга секции и помещения ее в подрод *Salvia*.

У шалфеев эндемичного для Нового света подрода *Calosphace* представлено 3 основных варианта поверхности плодов — сетчатая, неясносетчатая и характерная только для этого подрода неравнокрупносетчатая с нечеткими границами клеток внутри ячеек. Четких корреляций между ультраструктурой поверхности эремов и признаками цветка у исследованных видов подрода *Calosphace* нами не выявлено. Так, сетчатая поверхность встречается у шалфеев и с относительно примитивным строением цветка (например, *S. arizonica*), и с эволюционно продвинутыми его типами (*S. coccinea*, *S. microphylla*). Среди шалфеев с неравнокрупносетчатой поверхностью эремов также есть виды как с относительно примитивными (*S. hispanica*), так и со специализированными цветками (*S. patens*). Это указывает на гетеробатмию между признаками цветка и наружной эпидермы перикарпия в подроде *Calosphace*.

В морфологической эволюции наружной эпидермы перикарпия у шалфеев Нового Света так же, как и у шалфеев Старого Света, наблюдается тенденция к маскировке скульптуры поверхности, очевидно, вследствие развития более мощной кутикулы. Однако у американских шалфеев формируется поверхность со сглаженным рельефом

и нечеткими границами АС клеток, а у евроазиатских и африканских видов с неясноскульптурированной поверхностью эремов неравномерно выпуклые и неравномерно погруженные АС и НПС клеток создают сложный рельеф.

Сходство ультраструктуры поверхности эремов в некоторых группах шалфеев, очевидно, обусловлено общностью их происхождения. Пример такого сходства — ячеистая поверхность примитивных видов из секций *Salvia* и *Drymosphace*. Однако в других случаях подобное сходство нельзя интерпретировать столь однозначно. Так, шалфеи из африканской секц. *Nactosphace*, как и виды из древнесредиземноморского подрода *Sclarea*, имеют эремы с неясноскульптурированной поверхностью. Представители обеих групп сходны и по ряду признаков цветка, достаточно специализированного, что послужило основанием А. М. Махмедову (1984) для отнесения секц. *Nactosphace* к подроду *Sclarea*. Однако, учитывая современное распространение этих групп, их близкие родственные связи представляются весьма сомнительными (Байкова, 2001). Формирование неясноскульптурированной поверхности эремов, как и специализированного тычиночного аппарата, в этом случае, очевидно, является следствием параллельной эволюции таксонов и становления более высокого уровня морфологической организации.

Способность клеток наружной эпидермы перикарпия к ослизнению, очевидно, не связана непосредственно с признаками ультраструктуры поверхности эремов. Так, миксоспермия характерна для большинства исследованных нами шалфеев (кроме *S. glutinosa* и *S. officinalis*), в том числе и для американских представителей рода. У видов с ослизняющимся перикарпием (согласно Hedge, 1970) нами выявлены ячеистый (*S. nubicola*), сетчато-ямчатый (*S. bucharica*), неясносетчатый (*S. sclarea*, *S. spinosa*) и неясноячеистый (*S. nemorosa*, *S. aegyptiaca*, *S. plebeja*) варианты поверхности. Для *S. glutinosa* и *S. forskahlei*, видов с неослизняющимся перикарпием, свойственны различные варианты поверхности — ячеистая и неясноячеистая. Однако данные по миксоспермии у шалфеев, очевидно, требуют уточнения.

Особенности скульптуры НПС поверхностных клеток характеризуют крупные группы шалфеев, объединяющие несколько секций. Так, для большинства представителей подрода *Salvia* и *Sclarea* характерны эремы со струйчато-морщинистой скульптурой. Исключение составляют восточноазиатские виды из секций *Eurysphace* и *Drymosphace*, имеющие эремы с мелкоморщинистой скульптурой НПС, а также среднеазиатские шалфеи из секц. *Sogdosphace* с грубо зернисто-складчатой скульптурой. В подроде *Leonia* представлены различные варианты скульптуры эремов: зернистый, гладкий и струйчато-морщинистый, однако последний вариант характерен преимущественно для видов древнесредиземноморского генезиса. Шалфеи подрода *Calosphace* имеют эремы с гладкой или мелкозернистой скульптурой; эремы со струйчато-морщинистой поверхностью в этом подроде нами не выявлены. Таким образом, прослеживается корреляция особенностей скульптуры НПС поверхностных клеток эремов с географическим положением видов. Так, для шалфеев Старого Света наиболее типична струйчато-морщинистая скульптура, отсутствующая у шалфеев Нового Света. Для последних, напротив, характерны гладкие или мелкозернистые эремы.

Выводы

1. В роде *Salvia* различия между секциями по морфологическим признакам эремов выражены нечетко, что не позволяет эффективно использовать большинство из них для целей надвидовой систематики. Для некоторых подродов и секций характерны различия по окраске эремов, их размерам или по ультраструктуре поверхности.

2. Эремы некоторых видов (*S. canariensis*, *S. broussonetii*, *S. bulleyana*, *S. splendens*, *S. patens*, *S. coccinea*) имеют характерные макропризнаки, позволяющие использовать их в диагностике и свидетельствующие о морфологической обособленности этих видов в пределах соответствующих секций и подродов. К таким диагностическим

признакам эремов следует отнести округло-веретеновидную форму, оттянутое основание, лопастную верхушку, наличие двух вентральных ребер.

3. Плоды большинства исследованных представителей рода *Salvia* имеют гладкую поверхность. Скульптурированные эремы характерны лишь для 5 видов, в основном из филогенетически продвинутых групп, главным образом древнесредиземноморского генезиса, что позволяет предполагать такой тип поверхности эремов у шалфеев вторичным. В более древних группах шалфеев Старого Света (подроды *Salvia* и *Leonia*) наряду с неясноскульптурированным вариантом гладкой поверхности эремов встречаются более примитивные ячеистый и сетчатый варианты. Ультраструктура поверхности эремов в неогеновом подроде *Sclarea* достаточно однообразна: клеточное строение неясноскульптурированной поверхности маскируется толстым слоем кутикулы.

4. Идентичность ультраструктуры поверхности эремов в секц. *Sogdosphace* подрода *Salvia* и подроде *Macrosphace*, представленной особым ямчатым вариантом, подтверждает высказанное нами ранее мнение о целесообразности включения подрода *Macrosphace* в состав подрода *Salvia* в ранге секции.

5. У шалфеев Нового Света сформировался особый неравнокрупносетчатый вариант поверхности со сглаженным рельефом и нечеткими границами АС клеток. В морфологической эволюции наружной эпидермы перикарпия у этих видов так же, как и у шалфеев Старого Света, наблюдается тенденция к маскировке скульптуры поверхности слоем кутикулы.

6. Выявлена корреляция признаков скульптуры НПС поверхностных клеток эремов с географическим положением видов. Для шалфеев Старого Света наиболее типична струйчато-морщинистая скульптура, отсутствующая у шалфеев Нового Света. Для последних, напротив, характерны гладкие или мелкозернистые эремы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байкова Е. В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. Новосибирск, 1996. 118 с.

Байкова Е. В. Некоторые вопросы эволюции и систематики рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского ботанического сада. Барнаул, 2001. Вып. 1. Т. 6. С. 5—26.

Билимович О. Ф. Значение анатомии околоплодника *Labiatae* для их систематики // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1935. Т. 7. С. 68—84.

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 80—87.

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов некоторых родов трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 5. С. 100—108.

Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов вида *Betonica* и *Stachys* (секции *Eriostachys*, *Calostachys*, *Stachyotypus*) (*Lamiaceae*) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 11. С. 1—12.

Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов рода *Stachys* (секции *Olisia*, *Chilostachys*, *Chamaesideritis*, *Zietenia*, *Ambleia*) (*Lamiaceae*) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 12. С. 12—20.

Махмедов А. М. Шалфеи Средней Азии и Казахстана (систематика, география и рациональное использование). Ташкент, 1984. 112 с.

Ниязов Б. Н., Ходжиматов К. Х. Морфолого-анатомическая характеристика плодов некоторых видов шалфея (*Salvia* L.) // Узбекский биол. журн. 1974. № 3. С. 34—37.

Смирнова С. А. Значение карпологических признаков в систематике семейств бурачниковых, губоцветных и вербеновых // Бюл. Моск. общ-ва испыт. прир. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 2. С. 84—89.

Airy Shaw H. K. A dictionary of the flowering plants and ferns. 8 ed. Cambridge, 1980. 1245 p.

Bentham G. Salvia L. // Labiatarum genera et species. Fasc. 3. London, 1833. P. 190—312.

Briquet J. Salvia L. // Engler A. und Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 4. 3b. Leipzig, 1897. S. 270—286.

Epling C. A revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace* // Feddes Rep. Beich. 1939. Vol. 110. P. 1—383.

Hedge I. C. Observations on the mucilage of *Salvia* fruits // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1970. Vol. 30. N 1. P. 79—95.

Hedge I. C. A revision of *Salvia* in Africa including Madagascar and the Canary Islands // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1974. Vol. 33. N 1. P. 1—121.

Hedge I. C. A further note on *Salvia tetrodonta* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1974b. Vol. 33. N 2. P. 295—299.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny of the *Lamiaceae* — *Verbenaceae* complex // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 198. P. 101—141.

Wojciechowska B. Taxonomia, morfologia i anatomia nasion z rodzaju *Salvia* // Monogr. Bot. 1958. Vol. 6. S. 1—56.
Wojciechowska B. Morfologia i anatomia owoców i nasion z rodziny *Labiatae* ze szczegolnym uwzglednieniem gatunków leczniczych // Monogr. Bot. 1966. Vol. 21. S. 3—245.

SUMMARY

The results of the comparative morphological research of deciduous fruit portions («nutlets») of 49 species of the genus *Salvia* are presented. Descriptions of «nutlets» of all studied species are given. 4 variants of a smooth surface are described. The smooth type of the surface is prevalent in the genus *Salvia* and it is, obviously, more primitive than the sculptured type. The tendency to amplification of the cuticle in morphological evolution of the outer pericarp epidermis in the genus *Salvia* has been revealed. The dependence of texture characters of the outside periclinal cell walls of «nutlets» on geographical distribution of species has been revealed. It was concluded that morphological traits of fruits («nutlets») are unsufficiently effective for the purposes of *Salvia* taxonomy at the supraspecific level.

УДК 633.264 : 581.174.1 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© Ю. В. Венжик,[1] Т. С. Николаевская,[1] Г. С. Олимпиенко,[1] Е. Ф. Марковская,[2] Н. К. Котеева[3]

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ КЛЕТОК МЕЗОФИЛЛА У ХЛОРОФИЛЛДЕФЕКТНЫХ МУТАНТОВ *FESTUCA PRATENSIS* (*POACEAE*)

YU. V. VENZHIK, T. S. NIKOLAEVSKAYA, G. S. OLIMPIENKO, EV. F. MARKOVSKAYA, N. K. KOTEYEVA. ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF MESOPHYLL CELLS IN CHLOROPHYLL-DEFICIENT MUTANT PLANTS OF *FESTUCA PRATENSIS* (*POACEAE*)

[1] Институт биологии КарНЦ РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Fax: (814-2) 77-96-00
E-mail: tihov@krc.karelia.ru
[2] Петрозаводский государственный университет
185640 Петрозаводск, пр. Ленина, 33
E-mail: botanika@mainpgu.karelia.ru
[3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Fax: (812) 234-45-12
Поступила 29.12.2001

Рассматриваются особенности пластидного аппарата у хлорофиллдефектных проростков и растений-ревертантов с супрессированной хлорофиллдефектностью. Показано, что не только внешне различающиеся хлорофиллдефектные проростки, но и морфологически сходные растения с супрессированной хлорофиллдефектностью характеризуются гетерогенностью структурной организации тканей листа. Вероятнее всего, супрессия хлорофиллдефектности связана с адаптивной трансформацией ультраструктурной организации клеток мутантных фенотипов, которая и обеспечивает выживаемость этих растений.
Ключевые слова: *Festuca pratensis*, ультраструктура, пластидный аппарат, супрессированная хлорофиллдефектность.

Известно, что архитектоника пластид у хлорофиллдефектных растений значительно изменена: их хлоропласты часто деформированы, малы по размерам, тилакоидная система дезорганизована или существенно разрушена, нередки также распад или слияние пластид в гомогенную массу и др. (Насыров, 1975; Thomas, 1977, 1983; Гуляева и др., 1980; Freeman et al., 1982). Такие растения обладают низкой жизнеспособностью и редко выживают в природе (Land et al., 1971; Туренцева и др., 1975; Crácium, Corneanu, 1980; Kevin, Willson, 1980; Янков и др., 1996). Существует и другой класс пигментных мутантов, хлорофиллдефектность которых не выявляется

визуально в обычных природных условиях. Это связано с организацией у них генетической защиты фотосинтетических систем с помощью генов-супрессоров, частично или полностью устраняющих данное мутационное проявление и обеспечивающих выживаемость этих растений. Однако функция генов-супрессоров или контролируемых ими белков в определенных экстремальных условиях может быть подавлена (например, при высокой температуре), тогда супрессия устраняется и хлорофиллдефектность по всему ее спектру достаточно легко обнаруживается (Инге-Вечтомов и др., 1994). Восстановление супрессии происходит при возвращении растений в оптимальные условия.

Изучение структурных особенностей пластидного аппарата у жизнеспособных, активно вегетирующих растений с супрессированной хлорофиллдефектностью представляет, на наш взгляд, особый интерес, так как позволяет проследить биологические возможности растений со скрытыми генетическими дефектами. Сведения об анатомическом строении клеток мезофилла и ультраструктуре хлоропластов у этого класса мутантов практически отсутствуют — подобное исследование ультраструктуры клеток мезофилла и их органелл у растений с подавленной и восстановленной супрессией проводится впервые.

Материал и методика

Объектом исследования послужили растения овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds., *Poaceae*) с естественно сложившимся грузом ядерных хлорофилльных мутаций, не проявляющихся (супрессированных) в обычных условиях (Land et al., 1971; Титов и др., 1978; Олимпиенко и др., 1982). Семена овсяницы проращивали в люминостате при постоянном освещении 8 килолюкс на протяжении 14 дней. В течение первых 10 дней при температуре 35 °C происходило подавление супрессии. В результате наблюдался спектр хлорофиллдефектных проростков, различающихся по окраске листа: зеленый (*norma*), светло-зеленый (*viridis*), желтый (*xantha*), белый (*albina*). В последующие 4 дня при смене температурного режима на оптимальный (25 °C) прерванная супрессия восстанавливалась и депигментированные проростки зеленели. Затем полученные растения-ревертанты (восстановившие нормальную зеленую окраску листа) переносили в вегетационные сосуды, после чего пересаживали в поле, где они и репродуцируются в течение ряда генераций. Морфологически они практически не отличаются друг от друга.

Уровень хлорофиллдефектности проростков описывали на основе принятых в литературе классификаций (Калам, Орав, 1974). Для обозначения растений-ревертантов использовали следующую символику: *vir*-ревертант (дикий фенотип от мутации *viridis* — светло-зеленые), *xa*-ревертант (дикий фенотип от мутации *xantha* — желтые), *alb*-ревертант (дикий фенотип от мутации *albina* — белые). Растения, выращенные из зеленых проростков (*norma*), обозначались как исходно зеленый фенотип.

Для трансмиссионной электронной микроскопии фиксировали фрагменты из средней части первого листа десятидневных проростков и листа вегетативного побега взрослых растений по общепринятой методике: в 3%-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.4) с постфиксацией в 2%-м растворе OsO_4 на фосфатном буфере (pH 8.0). После стандартной процедуры обезвоживания в серии спиртов и ацетона материал заливали в смесь эпона 812 и аралдита М. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме Ultracut E и исследовали на электронном микроскопе Hitachi 600 в лаборатории анатомии и морфологии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (С.-Петербург).

Анализировали клетки 1-го субэпидермального слоя мезофилла по стандартным методикам (Мокроносов, Борзенкова, 1978; Силаева, Силаев, 1979). Парциальный объем структурных элементов хлоропласта определяли методом сеток случайного шага как процентное отношение площади структурного элемента к площади хлоро-

пласта (Силаева, Силаев, 1979). Коэффициент граnальности рассчитывали как отношение гранальных и агранальных мембран. Под агранальными мембранами понималась совокупность мембран, обращенных к строме, т. е. краевых мембран гран и непосредственно мембран стромы (Anderson, 1999). Протяженность мембран измеряли курвиметром. Площади среза клеток и органелл измеряли палеткой. Объем клеток находили по измененной формуле цилиндра: $V = \pi r^2 LK$; объем органелл находили по формуле Чезаро: $4/3\pi r^2(L/2)^2$, где r — половина ширины клетки, L — длина клетки, K — коэффициент Цельникер (Мокроносов, Борзенкова, 1978; Кахнович, 1980). Количество элементов на единицу площади среза клетки рассчитывали как отношение числа элементов на срезе к его площади. Количество проведенных измерений — 25—50. В таблицах приведены средние значения, их среднеквадратичные отклонения и достоверность различий средних арифметических по критерию Стьюдента.

Результаты

Структура клеток мезофилла изученных проростков (зеленых, светло-зеленых, желтых и белых) в общих чертах типична. Форма клеток ближе к округлой, оболочки тонкие, с хорошо выраженной срединной пластинкой. Ограниченная тонопластом центральная вакуоль занимает основной объем клетки, цитоплазма располагается тонким слоем по периферии клетки. Плазмалемма слегка извилистая и не всегда плотно примыкает к оболочке, возможно, вследствие особенностей фиксации. Ядро овальное, довольно крупное; отчетливо просматриваются ядрышко и компактные зоны конденсированного хроматина. Пластиды, как и все другие органеллы, располагаются в пристенном слое цитоплазмы. У всех исследованных фенотипов митохондрии многочисленные, округлые по форме, образуют небольшие группы (по две-три органеллы) и тесно контактируют с пластидами. В гиалоплазме встречаются профили эндоплазматического ретикулума, рибосомы, диктиосомы и липидные капли.

Различия в строении клеток мезофилла у проростков разных фенотипов касаются размеров клеток и их основных органелл (хлоропластов и митохондрий). Площадь срединного среза клетки одинакова у зеленого и светло-зеленого фенотипов, больше на 10—20% у желтых и белых проростков. Бо́льшие размеры клеток у желтых проростков связаны в основном с возрастанием ширины клетки, а у белых — увеличиваются оба линейных размера клетки и как результат — их площадь и объем (табл. 1).

Размеры хлоропластов и митохондрий также изменяются в зависимости от фенотипа: минимальные размеры хлоропластов (по площади и объему) — у зеленых, несколько крупнее — у желтых, а самые большие (почти в 2 раза) — у светло-зеленых проростков. У белого фенотипа пластиды самые мелкие, бесформенные, с обильными выростами и инвагинациями, что делает невозможным их измерение. Размеры митохондрий у светло-зеленого и белого несколько (на 10—20%) больше, чем у зеленого и желтого фенотипов (табл. 1).

Число хлоропластов и митохондрий варьирует в зависимости от степени хлорофиллдефектности. По сравнению с зеленым фенотипом у светло-зеленого хлоропластов больше примерно на 15—20%, а митохондрий — почти вдвое. У желтых проростков количество хлоропластов на 20% меньше, чем у зеленых. При этом число митохондрий у первых по сравнению с зелеными выше на 50% (табл. 2).

У белых проростков число пластид на срез клетки визуально меньше по сравнению с зелеными. Число же митохондрий на площадь среза клетки даже несколько увеличивается (на 10%). Что касается соотношения числа митохондрий и хлоропластов (количество митохондрий на 1 хлоропласт), то оно постепенно возрастает в ряду от зеленого к желтому фенотипу (табл. 2).

Хлорофиллдефектные проростки отличаются формой и степенью развития органелл (хлоропластов и митохондрий) и их структурных компонентов. Хлоропласты

ТАБЛИЦА 1

Размеры клеток мезофилла и органелл хлорофиллдефектных растений *Festuca pratensis*

Размеры клеток и органелл	Хлорофиллдефектные проростки				Взрослые растения			
					исходно зеленые	ревертанты		
	norma	*viridis*	*xantha*	*albina*		*vir-*	*xa-*	*alb-*
Клетки								
Длина, мкм	13.8 ± 0.2	13.5 ± 0.3	14.2 ± 0.3	14.6 ± 0.8	27.7 ± 0.7	29.5 ± 1.0	32.5 ± 1.1***	41.1 ± 0.9***
Ширина, мкм	9.2 ± 0.4	8.8 ± 0.6	10.0 ± 1.5	10.3 ± 0.6	15.8 ± 0.4	19.2 ± 0.5***	17.1 ± 0.6	20.0 ± 0.6***
Площадь среза, мкм^2	127 ± 17	120 ± 10	142 ± 14	151 ± 13	437 ± 16	566 ± 25***	556 ± 30***	822 ± 32***
Объем, тыс. мкм^3	1.3 ± 0.1	1.1 ± 0.2	1.6 ± 0.3	1.7 ± 0.2	3.7 ± 0.2	5.3 ± 0.3***	5.2 ± 0.5***	8.8 ± 0.6***
Пластиды								
Длина, мкм	4.0 ± 0.5	4.6 ± 0.3	4.0 ± 0.2	Не измерялись	5.5 ± 0.3	5.7 ± 0.2	5.5 ± 0.2	6.7 ± 0.3**
Ширина, мкм	1.6 ± 0.1	2.3 ± 0.1**	1.9 ± 0.1	—	2.4 ± 0.1	2.9 ± 0.1**	3.2 ± 0.1***	3.6 ± 0.3***
Площадь среза, мкм^2	6.4 ± 0.9	10.6 ± 0.8***	7.5 ± 0.6	—	13.2 ± 0.7	16.5 ± 0.9*	17.7 ± 0.8***	24.1 ± 2.1***
Объем пластиды, мкм^3	11.8 ± 2.0	28.1 ± 2.9***	15.4 ± 2.0	—	16.3 ± 2.0	26.4 ± 2.8*	29.8 ± 1.9**	45.5 ± 6.7***
Митохондрии								
Площадь среза, мкм^2	0.2 ± 0.02	0.3 ± 0.02	0.2 ± 0.02	0.3 ± 0.04	0.3 ± 0.03	0.9 ± 0.09***	0.8 ± 0.07***	0.7 ± 0.06***
Объем митохондрии, мкм^3	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.01	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.03	0.1 ± 0.01	0.4 ± 0.06***	0.3 ± 0.04***	0.3 ± 0.03***

Примечание. Проростки: *norma* — зеленые, *viridis* — светло-зеленые, *xantha* — желтые, *albina* — белые. Взрослые растения: *vir*-ревертанты от проростков *viridis*, *xa*-ревертанты от проростков *xantha*, *alb*-ревертанты от проростков *albina*. Отличия вариантов от зеленого фенотипа достоверны при: * $p > 0.5$; ** $p > 0.1$; *** $p > 0.01$.

ТАБЛИЦА 2

Число пластид и митохондрий в клетках мезофилла листа хлорофиллдефектных растений *Festuca pratensis*

Число органелл, шт.	Хлорофиллдефектные проростки				Взрослые растения			
					исходно зеленые	ревертанты		
	norma	*viridis*	*xantha*	*albina*		*vir-*	*xa-*	*alb-*
Пластиды								
На срез клетки	7 ± 0.4	8 ± 1.0	4 ± 0.5**	Не подсчитывалось	8 ± 0.2	9 ± 0.3***	8 ± 0.3	10 ± 0.2***
На 100 мкм^2 среза клетки	55.5 ± 3.5	66.1 ± 3.6**	28.2 ± 5.5**	—	18.3 ± 0.7	15.9 ± 1.5	14.4 ± 0.9**	12.2 ± 0.4**
Митохондрии								
На срез клетки	5 ± 0.3	9 ± 1.0***	8 ± 1.0***	7 ± 1.0	10 ± 0.7	10 ± 0.7	7 ± 0.4***	6 ± 0.3***
На 100 мкм^2 среза клетки	39.4 ± 2.9	74.9 ± 2.9***	56.3 ± 6.2**	46.4 ± 5.0	22.9 ± 1.6	17.7 ± 1.4**	12.6 ± 1.1***	7.3 ± 0.6***
На 1 хлоропласт	0.7 ± 0.04	1 ± 0.07***	2 ± 0.04***	Не подсчитывалось	1.6 ± 0.1	1.1 ± 0.1***	0.9 ± 0.06***	0.6 ± 0.04***

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 1.

зеленых проростков имеют правильную линзовидную форму, хорошо развитую тилакоидную систему, крупные многочисленные граны и мелкозернистую плотную строму, в которой локализуются пластоглобулы и редкие, небольшие крахмальные зерна (табл. I, *а*). Хлоропласты светло-зеленого фенотипа также хорошо развиты, но отличаются большей протяженностью системы тилакоидов стромы и бóльшими размером и числом крахмальных зерен. Митохондрии в обоих случаях имеют одинаково развитую систему крист (по глазомерной оценке).

У желтых проростков обнаруживаются пластиды двух типов. Первый тип — достаточно развитые, крупные хлоропласты, тилакоидная система которых представлена мелкими (из 2—5 тилакоидов) гранами и многочисленными тилакоидами стромы (табл. I, *б*). И гранальные, и стромальные тилакоиды сильно вытянуты в длину. Крахмальные зерна в плотном мелкозернистом матриксе хлоропластов этого типа практически не отмечены, пластоглóбул немного. Второй тип — мелкие, округлые или чуть вытянутые, недифференцированные пластиды (табл. I, *в*). В их строме отмечаются единичные тилакоиды и значительные скопления пластоглобул различных размеров — от мелких до очень крупных. Необходимо отметить, что в мезофилле желтых проростков встречаются клетки либо с одним типом пластид, либо с обоими типами — и недифференцированными пластидами, и хлоропластами (табл. I, *г*). Митохондрии хорошо развиты.

У белых проростков обнаруживаются только недифференцированные пластиды, бесформенные, с множеством выростов и инвагинаций. Единичные тилакоиды встречаются редко, но отмечаются большие скопления пластоглобул, как и в неразвитых пластидах желтых проростков. Система крист митохондрий (по глазомерной оценке) развита слабо.

При смене температурного режима на оптимальный (25 °C) хлорофиллдефектные проростки зеленеют и при дальнейшей пересадке в открытый грунт способны к многолетней вегетации. Данная часть работы выполнена на взрослых зеленых растениях овсяницы, которые были выращены из проростков: исходно зеленые растения (из зеленых проростков), *vir*-ревертанты (из светло-зеленых проростков), *xa*-ревертанты (из желтых проростков) и *alb*-ревертанты (из бесцветных проростков). В отличие от проростков мезофилл листа взрослых растений более четко дифференцирован — клетки 1-го слоя с адаксиальной стороны листа имеют удлиненную форму (длинная ось больше короткой примерно в 1.5—2 раза) и содержат, кроме крупной центральной, несколько более мелких электронно-прозрачных цитоплазматических вакуолей. Помимо того, в клетках *xa*-ревертантов наблюдаются фибриллярные включения (видимо, белковой природы), локализованные в ядре и окруженные мембраной.

Размеры клеток у *vir*- и *xa*-ревертантов по сравнению с исходно зелеными больше на 30 %, а у *alb*-ревертантов — почти на 100 %. При этом у всех ревертантов, в отличие от исходно зеленых, форма клеток более вытянутая (отношение длинной оси к короткой достигает наибольших значений у *xa*-ревертантов). В отличие от проростков *vir*- и *xa*-ревертанты близки по размерам клеток, а *alb*-ревертанты резко отличаются бóльшими размерами клеток (табл. 1).

Площадь среза и объем одного хлоропласта постепенно возрастают в ряду от исходно зеленых растений к *alb*-ревертантам, причем у последних эти величины вдвое больше. Увеличение размеров хлоропластов происходит в основном за счет увеличения ширины, что приводит к изменению формы хлоропластов от линзовидной (исходно зеленые растения и *vir*-ревертанты) до овальной (*xa*- и *alb*-ревертанты). Размеры митохондрий в 2—3 раза больше у ревертантов по сравнению с исходно зелеными растениями; наибольшие размеры отмечаются у *vir*-ревертантов (табл. 1).

Выявленные ранее на примере проростков различия по числу хлоропластов и митохондрий у взрослых растений-ревертантов менее выражены. Лишь у *xa*-ревертантов число хлоропластов на единицу площади и объема клетки на 15 %, а у *alb*-ревертантов — на 30 % меньше, чем у исходно зеленых растений (табл. 2).

ТАБЛИЦА 3

Параметры структурных компонентов хлоропластов клеток мезофилла листа хлорофиллдефектных растений *Festuca pratensis*

Параметры структурных элементов	Исходно зеленые растения	Растения-ревертанты		
		vir-	*xa-*	*alb-*
Парциальный объем компонентов, %				
Гран	26.9 ± 1.7	29.3 ± 1.1	25.8 ± 1.5	18.0 ± 0.9*
Тилакоидов стромы	5.8 ± 0.9	21.9 ± 1.3***	14.2 ± 1.1***	12.7 ± 1.0***
Стромы	51.7 ± 1.6	40.7 ± 1.4***	55.7 ± 1.5	57.5 ± 1.2**
Пластоглобул	2.1 ± 0.4	2.9 ± 0.3	3.1 ± 0.4	3.1 ± 0.4
Крахмала	13.6 ± 1.6	5.2 ± 0.7***	1.2 ± 0.3***	8.7 ± 1.0**
Число компонентов на 10 мкм^2 среза хлоропласта				
Гран	27 ± 3	23 ± 2	17 ± 2***	12 ± 1***
Пластоглобул	20 ± 2	24 ± 2	27 ± 3	15 ± 2*
Протяженность мембран тилакоидов, мкм				
Гран	90.7 ± 8.2	122.8 ± 4.1***	118.7 ± 7.9***	90.1 ± 5.6
Стромы	38.7 ± 2.3	63.5 ± 2.6***	57.7 ± 3.9***	56.2 ± 2.3***
Количественные характеристики гран				
Коэффициент гранальности	2.4 ± 0.2	1.9 ± 0.1	2.0 ± 0.2	1.6 ± 0.1
Диаметр гран, мкм	0.3 ± 0.01	0.4 ± 0.01***	0.4 ± 0.01***	0.3 ± 0.01
Число тилакоидов в гране, шт.	8 ± 0.6	8 ± 0.2	8 ± 0.3	9 ± 0.6

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 1.

Число митохондрий закономерно уменьшается в ряду от исходно зеленых растений до *alb*-ревертантов. Отношение числа митохондрий на один хлоропласт также постепенно снижается — эта закономерность обратна той, которая была получена на хлорофиллдефектных проростках (табл. 2). Выявленные различия в большей степени касаются *xa*- и *alb*-ревертантов, у которых отмеченные показатели существенно снижены — на 40—80%.

У всех изученных ревертантов хлоропласты имеют типичную ультраструктуру: в мелкозернистой плотной строме располагаются структурные компоненты — хорошо развитая тилакоидная система, граны, пластоглобулы и крахмальные зерна (табл. II, *а—г*). Лишь в некоторых хлоропластах у всех типов ревертантов отмечены деструктивные изменения мембранного комплекса — появляются гофрированные граны и раздутые тилакоиды (табл. II, *б*). Хлоропласты *xa*- и *alb*-ревертантов отличаются также неупорядоченным расположением гран и нарушением их ориентации относительно длинной оси хлоропласта (табл. II, *в, г*).

Анализ структурных элементов хлоропластов показал, что парциальный объем гран выше у *vir*-ревертантов, несколько меньше у *alb*-ревертантов по сравнению с исходно зелеными растениями и *xa*-ревертантами (табл. 3). Парциальный объем межгранных тилакоидов существенно больше у всех ревертантов по сравнению с исходно зелеными растениями, но наибольшие значения (в 4 раза) отмечаются у *vir*-ревертантов. Соответственно объем стромы минимален у наиболее структурнозаполненного *vir*-ревертанта, несколько выше у *alb*-ревертантов.

Парциальный объем пластоглобул возрастает в ряду от исходно зеленых растений к *alb*-ревертантам, достигая у последних максимальных значений (на 50% больше,

чем у исходно зеленых). Среднее же количество пластоглобул у *alb*-ревертантов по сравнению с *vir*- и *xa*-ревертантами оказалось значительно ниже (на 60 %) (табл. 3).

Необходимо особо отметить такую характеристику, как размеры крахмальных включений, по которым обнаруживается наибольшая разница между ревертантами. У *xa*-ревертантов крахмальные зерна практически отсутствуют (табл. II, *в*), у *alb*-ревертантов их площадь максимальна (табл. II, *г*), но по парциальному объему они уступают исходно зеленым растениям. *Vir*-ревертанты занимают промежуточное положение (табл. 3).

Проведенное сопоставление показало прежде всего большую структурную разнокачественность исследуемых растений-ревертантов. Особого внимания заслуживают *vir*-ревертанты, хлоропласты которых имеют наиболее развитую в имеющемся спектре мембранную систему, — протяженность мембран гранальных и агранальных тилакоидов почти в 2 раза выше по сравнению с исходно зелеными растениями; максимальным является также диаметр гран. Такая величина, как протяженность агранальных мембран, выше у всех ревертантов по сравнению с темно-зеленым вариантом. Самые крупные граны (с большим числом тилакоидов) характерны для *xa*- и *alb*-ревертантов. Однако число гран на единицу площади среза хлоропласта наоборот — максимально у исходно зеленых растений (табл. 3).

Обсуждение

Проведенные исследования показали, что как хлорофиллдефектные проростки, так и взрослые морфологически сходные растения с супрессированной хлорофиллдефектностью существенно различаются по ультраструктуре клеток мезофилла. Полученные результаты подтверждают существование генетических и структурно-функциональных механизмов супрессированной хлорофиллдефектности.

Температурное подавление супрессии приводит не только к визуально проявляющейся хлорофиллдефектности проростков, но также и к изменениям мезо- и ультраструктуры мезофилла, соответствующим степени пигментных нарушений. На мезоструктурном уровне хлорофиллдефектность проявляется в увеличении размеров клеток, органелл и числа митохондрий у визуально дефектных (светло-зеленых, желтых и белых) проростков по сравнению с зелеными. Аналогичный результат («разбухание» органелл) был описан для классических хлорофиллдефектных мутантов и считается типичным структурным проявлением мутационного груза (Веттштейн, 1962; Сейджер, 1962; Брик, 1970; Калам, Орав, 1974).

Особое место в ряду изученных хлорофиллдефектных проростков занимает светло-зеленый фенотип. Наряду с визуальной депигментацией у него отмечается увеличение числа хлоропластов, органеллы хорошо дифференцированы, в них четко просматриваются развитые мембранные структуры. Эти факты свидетельствуют о включении у данного фенотипа неких компенсаторных генетических систем, которые усиливают его адаптационные возможности, позволяя функционировать, несмотря на депигментацию. Растения этого фенотипа представляются наиболее перспективными для дальнейшего изучения на предмет установления адаптационных возможностей у подобных мутантов.

Для последующих двух степеней депигментации проростков (желтый и белый фенотипы) характерны сравнительно меньшее число пластид, их структурная несформированность и в то же время значительное увеличение количества митохондрий, сопровождающееся некоторым снижением уровня их развития. Кроме того, в неразвитых пластидах проростков желтого и белого фенотипов обнаружены крупные скопления пластоглобул, выступающие в качестве невостребованного резерва строительных материалов для мембранного аппарата хлоропластов (Веттштейн, 1962; Guiamet, Nooden, 1999). Такие результаты, по-видимому, свидетельствуют об активном функционировании в условиях высокой температуры систем прямого ингибирования дифференциации хлоропластов и косвенно через продукты метаболизма

(Гоффман, 1971; Силаева, 1978; Ленинджер, 1985), митохондрий. У желтого фенотипа этот процесс в большей степени затрагивает хлоропласты, а у белого — и митохондрии. Тесная взаимосвязь между хлоропластами и митохондриями подтверждается в нашем эксперименте: число митохондрий коррелирует как с размерами хлоропластов ($\rho = 0.97$), так и с их количеством ($\rho = 0.98$). Увеличение размеров и числа митохондрий у мутантов может быть связано как со специфическими потребностями хлорофилльных мутантов в энергии (Сейджер, 1962; Брик, 1970; Калам, Орав, 1974), так и со смещением направленности синтетических процессов в связи с ингибированием развития хлоропластов. Необходимо отметить также, что увеличение числа митохондрий — неспецифическая стресс-реакция. Подобный эффект рассматривается как компенсаторный механизм при снижении эффективности дыхания в стрессовых условиях (Балагурова и др., 1980; Буболо, 1984; Pihakaski, 1981; Кислюк и др., 1995).

Дифференциация пластид в желтых и белых хлорофиллдефектных проростках и формирование в результате довольно развитых хлоропластов наблюдались только после смены температурного режима на оптимальный, когда снималось ингибирование действия гена-супрессора. Учитывая тот факт, что хлорофиллдефектность выражается в неспособности синтезировать определенные ферменты (Фадеева и др., 1980), можно предположить, что неразвитая структура пластид у желтых и бесцветных проростков является результатом ингибирования нескольких ферментных систем, участвующих как в дифференциации структур, так и в синтезе пигментов. Восстановление же супрессии связано с восстановлением нормального функционирования всех (или большинства) ферментных систем, и как результат — формирование достаточно развитой структуры хлоропластов.

Несмотря на визуальное сходство пигментных мутантов взрослых растений овсяницы луговой, их ультраструктурная организация также существенно различается. Каждый из ревертантов имеет свой специфический характер изменений в ультраструктуре хлоропластов. Успешность прохождения жизненного цикла каждым из изученных типов ревертантов дает основание рассматривать их особенности в качестве различных адаптационных трансформаций, проявляющихся в реакции мембранной системы хлоропластов у разных типов мутаций.

Так, у исходно зеленых растений количество гран максимально, но сами граны мелкие, малотилакоидные (более световой тип строения хлоропласта), а у *alb*-ревертантов наоборот — возрастает среднее число тилакоидов в гране, но количество самих гран незначительно (более теневой тип строения хлоропласта). Иной характер трансформации у *vir*- и *xa*-ревертантов — парциальный объем гран у них очень высокий, а также увеличена протяженность гранальных мембран за счет возрастания диаметра гран. У *vir*-ревертантов, кроме того, очень высоких значений достигает развитие системы межгранных тилакоидов. В результате этого коэффициент гранальности, отражающий отношение протяженности гранальных мембран (фотосистема II) к протяженности агранальных мембран (фотосистема I), уменьшается. Такой же эффект наблюдается и у *alb*-ревертантов, но лишь за счет уменьшения протяженности гранальных мембран. Аналогичная трансформация гранального и агранального комплексов известна, но только как адаптивная реакция на воздействие тех или иных факторов среды (Мирославов и др., 1999; Anderson, 1999).

Еще одной структурной особенностью хлоропластов у ревертантов является бóльший парциальный объем пластоглобул — резервуара не только липидов и хинонов (Силаева, 1978), но и исходных компонентов структуры каротиноидов и хлорофиллов, которые в данном случае не используются хлоропластом для построения пигментных комплексов (Ширяев, 1978; Guiamet, Nooden, 1999). Максимальные значения парциального объема пластоглобул оказались у *xa*- и *alb*-ревертантов. Более того, у *alb*-ревертантов при максимальном парциальном объеме и площади пластоглобул наблюдается минимальное их количество на единицу площади среза пластиды. Изменения в липидном обмене у *alb*-ревертантов выглядят, таким образом, принципиально иначе.

Для *xa*- и *alb*-ревертантов характерны различия в процессах накопления в хлоропластах крахмала: у *xa*-ревертантов крахмальные зерна почти полностью отсутствуют, а в хлоропластах *alb*-ревертантов, напротив, крахмал откладывается в избытке. Подобный результат может свидетельствовать либо о существенных нарушениях обменных процессов в хлоропласте, либо о функциональных адаптационных особенностях пластид, необходимых для их нормального функционирования.

Все перечисленные адаптационные трансформации ультраструктуры хлоропластов, вероятно, необходимы для компенсации функционального дефицита, имеющегося у мутантов вследствие их генетической неполноценности.

Таким образом, не только внешне различающиеся хлорофиллдефектные (подавленная супрессия) проростки, но и морфологически сходные растения с восстановленной супрессией характеризуются гетерогенностью структурной организации тканей листа. Супрессия хлорофиллдефектности может быть связана с адаптивной трансформацией ультраструктурной организации клеток мутантных фенотипов, которая и позволяет сохранять жизнеспособность растительного организма в целом.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность коллективу лаборатории анатомии и морфологии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (С.-Петербург) за помощь, оказанную в получении, обработке и обсуждении материалов статьи.

Работа поддержана грантом ФЦП «Интеграция» по проекту «Государственная поддержка интеграции высшего образования и фундаментальной науки на 1997 год», направление 1.5/2000.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Тихова М. А., Сулимова Г. М. Влияние низких положительных и отрицательных температур на ультраструктуру клеток листьев картофеля // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1156—1161.

Брик П. Л. Сравнительное изучение ультраструктуры клеток некоторых вегетативных и генеративных органов радиационных и химических мутантов кукурузы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1970. 38 с.

Буболо Л. С. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор острова Врангеля и Ленинградской области // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1482—1491.

Веттштейн Д. Формирование пластидных структур // Структура и функция фотосинтетического аппарата. М., 1962. С. 148—156.

Гоффман П. О. О взаимоотношениях между хлоропластами и митохондриями // Тр. симпоз. по биохимии и биофизике фотосинтеза. Иркутск, 1971. С. 94—98.

Гуляева Е. М., Кузнецова Н. Ф., Лисиченко В. Н. Хлорофильный мутант тополя и его электронно-микроскопическая характеристика // Химический мутагенез и иммунитет. М., 1980. С. 264—269.

Инге-Вечтомов С. Г., Миронова Л. Н., Тер-Аванесян М. Д. Неоднозначность трансляции: версия эукариот // Генетика. 1994. Т. 30. № 8. С. 1022—1035.

Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллин, 1974. 60 с.

Кахнович Л. В. Фотосинтетический аппарат и световой режим. Минск, 1980. 143 с.

Кислюк И. М., Мирославов Е. А., Палеева Т. В. Стимуляция дыхания листьев пшеницы и пролиферация митохондрий в их клетках под влиянием охлаждения // Физиология раст. 1995. Т. 42. № 4. С. 603—606.

Ленинджер А. Основы биохимии. М., 1985. Т. 2. 731 с.

Мирославов Е. А., Бармичева Е. М., Котеева Н. К. Особенности строения хлоропластов ранневесенних эфемероидов (на примере *Corydalis bracteata, Fumariaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 93—98.

Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119—132.

Насыров Ю. С. Фотосинтез и генетика хлоропластов. М., 1975. 144 с.

Олимпиенко Г. С., Титов А. Ф., Николаевская Т. С. Генетические эффекты отбора у многолетних трав. Л., 1982. 112 с.

Сейджер Р. Структура хлоропластов и ее связь с фотосинтетической активностью // Структура и функция фотосинтетического аппарата. М., 1962. С. 117—128.

Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, 1978. 203 с.

Силаева А. М., Силаев А. В. Методы количественного анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // Физиология и биохимия культурных растений. 1979. Т. 11. № 6. С. 547—562.

Титов А. Ф., Олимпиенко Г. С., Павлова Н. А. О возможной селективной ценности температурочувствительных хлорофильных мутаций у овсяницы луговой // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 628—632.

Туренцева М. С., Таран С. Ф., Белецкий Ю. Д. и др. Структура и функции хлоропластов у жизнеспособных пластомных мутантов подсолнечника // Физ. растений. 1975. Т. 34. Вып. 6. С. 1090—1096.
Фадеева Т. С., Соснихина С. П., Иркаева Н. М. Сравнительная генетика растений. Л., 1980. 248 с.
Ширяев А. И. Субмикроскопическая и макромолекулярная организация хлоропластов. Киев, 1978. 159 с.
Янков Б., Андеа В., Георгиев С. Сравнителен морфологичен анализ на клетки и хлоропласти при различии по чувствителността карбонатна хлороза сортове фъстъци // Растениевьд. науки. 1996. Т. 33. № 10. С. 46—48.
Anderson J. M. Insights into the consequences of grana stacking of thylakoid membranes in vascular plants: a personal perspective // Aust. J. Plant Physiol. 1999. Vol. 26. N 7. P. 625—639.
Crăcium C., Corneanu G. Ultrastructural characteristics of palisade parenchyma of the leaves of normal plants and of some chlorophyll mutants of *Lycopersicon esculentum* Mill. // Rev. Roum. Biol. Ser. Biol. Vég. 1980. Vol. 25. N 1. P. 79—82.
Freeman T. P., Duysen M. E., Olson L. L., Williams N. D. Electron transport and ultrastructure of a chlorophyll-deficient mutant of wheat // Photosynth. Res. 1982. N 3. P. 179—189.
Guiamet J. J., Nooden D. L. Mass exodus from senescing soybean chloroplasts // Plant Cell Physiol. 1999. Vol. 40. N 9. P. 986—992.
Kevin V. C., Willson K. G. An ultrastructural survey of plastome mutants of *Hosta* (*Liliaceae*) // Cytobios. 1980. Vol. 28. N 110. P. 71—83.
Land J. B., Whittington W. J., Norton G. Environment-dependent chlorosis in mutant plant of *Festuca pratensis* Huds. // Ann. Bot. 1971. Vol. 35. N 141. P. 605—613.
Pihakaski K. Seasonal changes in structure of mesophyll cells in subarctic *Diapensia lapponica* L. // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1981. Vol. 17. P. 67—80.
Thomas H. Ultrastructure, polypeptide composition and photochemical activity of chloroplasts during foliar senescence of non-yellowing mutant genotype of *Festuca pratensis* // Planta. 1977. Vol. 137. N 1. P. 53—60.
Thomas H. Leaf senescence in a non-yellowing mutant of *Festuca pratensis* // Photosynthetica. 1983. Vol. 17. N 4. P. 506—514.

SUMMARY

Ultrastructural features of mesophyll cells in chlorophyll-deficient seedlings of *Festuca pratensis* Huds. and its mature plants with genetically suppressed chlorophyll deficiency were investigated. It was shown that the full extent functioning of these plants is possible owing to mechanisms of suppression linked with adaptive ultrastructural transformation of the mesophyll cells.

УДК 581.524 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© Г. Г. Герасименко, М. Ю. Пукинская

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ КЛИМАКСОВЫХ СООБЩЕСТВ НА ПРИМЕРЕ РАЗНЫХ ТИПОВ ЕЛЬНИКОВ

G. G. GERASIMENKO, M. YU. PUKINSKAYA. PECULIARITIES OF FORMING OF WOOD CLIMAX ASSOCIATIONS, WITH DIFFERENT SPRUCE FOREST TYPES AS AN EXAMPLE

С.-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./Факс (812) 328-14-72
E-mail:ipatov@gs.bio.pu.ru
Поступила 13. 03. 2002

Проведено описание и сравнение климаксовых сообществ разных типов еловых лесов Северо-Запада России. Указаны основные признаки климаксового сообщества. Выявлено несколько вариантов формирования разновозрастного древостоя в климаксовых ельниках.
Ключевые слова: климакс, «окно», демутационный ряд, экотоп.

В настоящее время наибольший интерес представляют системы описания растительности, учитывающие ее динамику. Основные принципы динамической типологии лесов Северо-Запада России были опубликованы ранее в серии работ (Ипатов, Герасименко, 1991; Ипатов и др., 1991; Ипатов и др., 1995; Ипатов и др., 1996).

Некоторые положения этой типологии нуждаются в дальнейшем развитии. К ним относится, прежде всего, представление о климаксовом цикле.

Одно из основных положений динамической типологии следующее: для каждого экотопа можно сконструировать единую абстрактную систему динамических рядов, объединенных климаксом. Описаны основные деструкции лесов и возможные пути их восстановления. Остается невыясненным, на каком этапе происходит переход сообщества из демутационного ряда в климакс, т. е. какими основными параметрами должно отличаться климаксовое сообщество. Кроме того, важной проблемой остается также представление о статичности климакса. Мы считаем, что климаксовые сообщества в пределах одного экотопа различаются и образуют климаксовый цикл. Однако признаки сообществ, входящих в климаксовый цикл, их различия и особенности еще не изучены. В связи с этим мы поставили перед собой задачу описать и сравнить климаксовые сообщества разных типов еловых лесов Северо-Запада России.

На основании анализа целого ряда работ, в которых обсуждаются вопросы климакса растительности (Еленкин, 1921; Ильинский, 1921; Алехин, 1928; Раменский, 1938; Александрова, 1964, 1969; Разумовский, 1981; Дыренков, 1984, и др.), а также учитывая собственные представления о формировании лесного климаксового сообщества, мы считаем, что для лесного фитоценоза, достигшего климаксового состояния, характерны следующие особенности.

1. Разновозрастность древостоя. Следует различать две структуры разновозрастности древостоя. Первая формируется в результате выпадения отдельных старых деревьев и образования пятен подроста на их месте. Для второй характерно образование больших «окон» одновозрастных внутри себя древостоев. Термин «окно» взят нами из английской gap-динамики (Lorimer, Frelich, 1988). Это участок леса с однородной возрастной структурой древостоя. В дальнейшем в своих рассуждениях такие участки мы будем называть «окнами». Возможно, этот термин не совсем удачен. Понятно, что «окна» возникают сразу после вывала древостоя. Это новообразование дальше, по мере роста деревьев, становится все меньше похоже на «окно». Возможно, такой участок правильнее называть «бывшее окно» или как-то иначе. За всеми этими участками мы оставляем термин «окно».

2. Специфический состав видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Здесь стоит обратить внимание на два момента. Во-первых, рассматривая видовой состав этих ярусов в условиях одного экотопа (одного типа леса), можно предположить, что видовой состав климаксового сообщества будет несколько беднее, чем на этапах демутационного ряда (за исключением инициального этапа). Во-вторых, при исследованиях необходимо учитывать то обстоятельство, что климаксовые сообщества более богатых экотопов имеют и большее разнообразие видов.

3. Согласно литературным данным, для климаксового растительного сообщества характерна выработанность почвенного профиля с ненарушенными сформированными почвенными горизонтами (Почвоведение, 1988). Однако, как показали наши исследования, для климаксовых ельников характерна мозаичность почвенных условий в результате жизнедеятельности эдификатора. В одном биогеоценозе, на одной пробной площади, выявлены торфянисто-подзолистые глееватые, торфянисто-перегнойно-глеевые и сильно нарушенные со слабо дифференцированным на горизонты профилем почвы. Для старых (предположительно 30-летних) ветровальных комплексов, как и для выровненных фоновых участков, характерны торфянисто-подзолистые глееватые почвы.

4. Нестабильность климакса и наличие климаксового цикла связаны прежде всего с возрастными изменениями, происходящими в лесных фитоценозах. В результате периодического выпадения особей первого яруса и образования «окон» изменяется и соотношение поколений. Помимо изменений, связанных со сменой поколений эдификаторов и их возрастным развитием, нестатичность климакса имеет место и вследствие сезонных и флуктуационных изменений. На основании этого климаксовое состояние следует рассматривать как совокупность соответствующих стадий, т. е. как климаксовый цикл.

Материал и методика

Особенности строения лесных климаксовых сообществ мы будем иллюстрировать на материале, собранном в полевые периоды 1998—2000 гг. в еловых лесах Северо-Запада России, представленных *Picea abies*[1] и *P. obovata*. Выполнены описания 35 климаксовых сообществ ельников. В пределах каждой пробной площади размером 400—500 м^2 проведены описания древостоя, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, почвенного профиля, взяты почвенные образцы. При описании древостоя измеряли высоту и окружность (на уровне 130 см) стволов всех деревьев, площадь сечения для каждой древесной породы. У деревьев высотой более 1.5 м взяты керны для определения возраста и годичного прироста. Возраст возобновления и подроста ели высотой менее 1.5 м определяли по числу мутовок.

На 25 пробных площадях проводили также картирование древостоя. Учитывались все деревья выше 1.5 м, для каждого дерева были определены координаты. Для характеристики экологической обстановки под пологом леса определялась освещенность с помощью показателя сквозистости по 16 направлениям в трех местах площади (Ипатов и др., 1979) и сомкнутость древостоя.

Взято 100 почвенных образцов. Для них определены кислотность и механический состав по методике Н. А. Качинского (Почвоведение, 1988).

Общее число кернов модельных деревьев 1200. Для каждого модельного дерева было измерено число годичных колец и их толщина. Измерение проводилось при помощи бинокуляра (с точностью до 0.1 мм). Эти данные служили основой для расчета показателей жизненности деревьев по шкалам В. С. Ипатова с соавт. (1995). Шкалы позволяют оценить жизненность деревьев, общую, за весь период роста, и текущую, за определенный отрезок времени. Шкала бонитетов открыта сверху и снизу и предусматривает при низких жизненностях отрицательные значения бонитета. Признаком, по которому оценивается жизненность, может быть радиус (для общей жизненности) или прирост по радиусу (для текущей), а также площадь ствола дерева (для общей жизненности) или площадь кольца (для текущей). Было показано, что показатели жизненности, определенные по площади сечения ствола, более стабильны и лучше оценивают условия экотопа (Ипатов и др., 1990). Мы в работе определяли общую жизненность по площади сечения ствола и текущую жизненность по площади годичного кольца.

При описании возрастной структуры вся шкала возраста от 1 до 240 лет была разбита на классы; размер классового интервала условно равен 20 годам. Этот интервал достаточно мал, он не соответствует возрасту поколения, но выделение его показалось нам целесообразным для более детального анализа возрастной структуры древостоя.

Результаты и обсуждение

Одним из основных признаков климаксового сообщества является разновозрастность древостоя. Для того чтобы проанализировать возрастную структуру древостоя, для каждой пробной площади были построены гистограммы распределения деревьев по классам возраста. На рис. 1, *А* представлена возрастная структура ельника чернично-зеленомошного, на рис. 1, *Б* — распределение деревьев по классам возраста в ельнике разнотравно-мелкотравном. Нетрудно заметить, что с увеличением возраста число деревьев снижается, что соответствует классической картине возрастной структуры древостоя климаксового сообщества, описанной, в частности, С. А. Дыренковым (1969). Подобная структура формируется в результате постепенного выпадения отдельных старых деревьев. Разновозрастность выражена в пределах незначительной площади, соизмеримой с площадью описания.

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

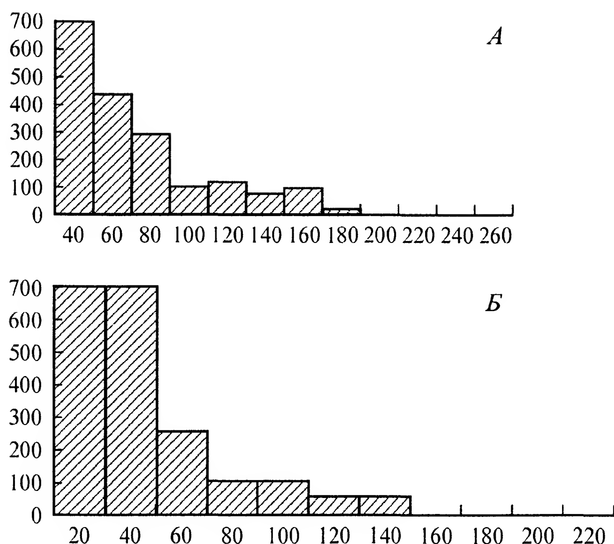


Рис. 1. Распределение ели по классам возраста.

А — ельник чернично-зеленомошный в Нижнесвирском заповеднике; *Б* — ельник разнотравно-мелкотравный в Лужском р-не Ленинградской обл. По оси абсцисс — возраст, лет; по оси ординат — количество деревьев, шт./га.

Анализируя показатели общей жизненности ели, следует отметить, что на большинстве площадей тенденции изменения этих показателей с возрастом одни и те же (рис. 2, *А, Б*). В первых классах возраста фиксируется высокая плотность древостоя, приводящая к низким показателям жизненности, иногда имеющим отрицательные значения. Далее, по мере самоизреживания, к 40—50 годам оценки жизненности достигают 1—2 баллов, к 60—80 годам доходят до 2—3 баллов и затем либо остаются на этом уровне, либо возрастают до 4—6 баллов.

Возрастная структура ельников Центрального лесного биосферного государственного заповедника (ЦЛБГЗ) существенно отличается от ранее описанной. Остановимся

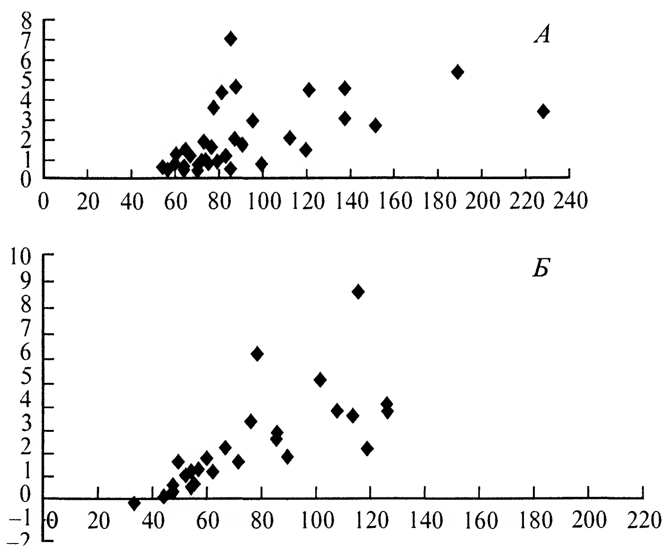


Рис. 2. Оценка жизненности ели.

А — ельник чернично-зеленомошный в Нижнесвирском заповеднике; *Б* — ельник разнотравно-мелкотравный в Лужском р-не Ленинградской обл. По оси абсцисс — возраст, лет; по оси ординат — общий бонитет, баллов.

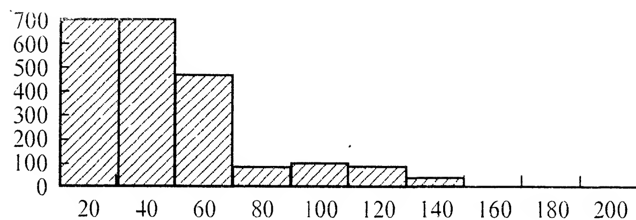


Рис. 3. Возрастная структура древостоя в ельнике мелкотравно-крупнопапоротниковом Центрального лесного заповедника.

По оси абсцисс — возраст, лет; по оси ординат — количество деревьев, шт./га.

на ее рассмотрении более подробно. ЦЛБГЗ был основан в 1931 г. как эталон южнотаежных лесов Русской равнины, за последнее время структура его сильно изменилась. В результате воздействия сильных ветров в сочетании с сезонной переувлажненностью глинистых почв образовались вывалы огромных площадей лесного массива. Такая динамика противоречит представлениям о климаксе ряда исследователей, в том числе Н. И. Казимирова (1971). Существует точка зрения (Георгиевский, 1995), что такие периодически повторяющиеся распады древостоев явление закономерное, и поэтому в таких сообществах принципиально не может сформироваться завершенная разновозрастная структура в масштабах фитоценоза.

В заповеднике было заложено 10 пробных площадей, примыкающих друг к другу и составляющих одну пробную площадь размером 60 × 70 м (0.42 га) в ельнике мелкотравно-крупнопапоротниковом. Древостой преимущественно еловый (*Picea abies*), с незначительным участием березы (*Betula pubescens*) и осины (*Populus tremula*). Сомкнутость древесного полога 40—80 %, сквозистость — 7.5—12.5 %. Подлесок представлен в основном *Sorbus aucuparia* (до 35 %), с незначительной примесью *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Alnus incana*, *Acer platanoides*. Высота ели варьирует от 8 до 35 м, возраст — от 50 до 135 лет. Подрост представлен исключительно елью европейской, которая активно возобновляется.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 25 до 70 %, доминирует *Dryopteris carthusiana*, содоминируют *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Solidago virgaurea* и др. В мохово-лишайниковом ярусе с проективным покрытием от 30 до 60 % преобладают *Pleurozium schreberi*[2] и *Dicranum polysetum*. Общее проективное покрытие составляет 30—70 %. Почва оторфованная среднеподзолистая, на озерно-ледниковых отложениях.

Возрастная структура древостоя ельника мелкотравно-крупнопапоротникового представлена на рис. 3. Можно отметить, что по мере увеличения возраста число деревьев более или менее равномерно снижается. Максимальный возраст ели 195 лет. Показатели жизненности модельных деревьев (рис. 4) имеют тот же уровень значений и изменяются с возрастом так же, как и в других районах. Учитывая разницу в географическом положении, можно было бы ожидать, что показатели жизненности ели в ЦЛБГЗ будут более высокими, чем в других исследованных районах.

Пространственная возрастная структура изученного участка леса очень характерна для лесных массивов ЦЛБГЗ. Особенность ее состоит в том, что разновозрастность массива в целом складывается здесь из достаточно больших пятен («окон») леса, относительно одновозрастных внутри себя. На рис. 5 показано размещение деревьев на объединенном участке, состоящем из 10 пробных площадей. Эти данные получены на основании картирования древостоя, проведенного в полевых условиях. Возраст всех деревьев определен по числу годичных колец. Учитывая возраст древостоя, его плотность, плотность и возраст подроста и возобновления ели, мы выделили 4 «окна», границы «окон» показаны на рис. 5.

Сравнивая «окна» 1 и 3 (наиболее «молодое» и наиболее разновозрастное) можно отметить, что обилие некоторых корневищных трав, таких как *Gymnocarpium*

[2] Названия мхов приведены по Игнатову, Афониной, 1992.

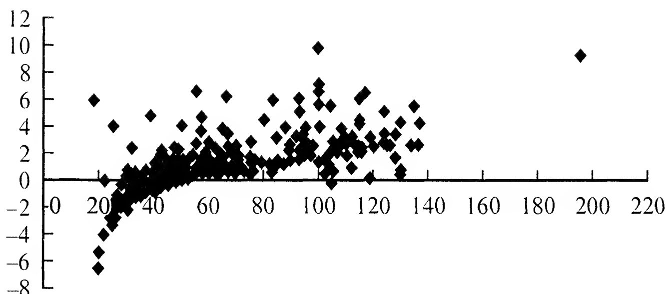


Рис. 4. Зависимость общего бонитета ели от возраста в ельнике мелкотравно-крупнопапоротниковом Центрального лесного заповедника.

По оси абсцисс — возраст, лет; по оси ординат — общий бонитет, баллов.

dryopteris, *Solidago virgaurea*, *Maianthemum bifolium*, в 1-м «окне» значительно меньше, проективное покрытие ползучих и корневищных кустарничков и надземно-столонных трав, таких как *Linnaea borealis*, *Rubus idaeus*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*, значительно больше. Кроме того, в 1-м «окне» почти исчезает *Sphagnum girgensohnii* и в 3—4 раза увеличивается обилие зеленых мхов *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, связанных, прежде всего, с гниющим валежником. Домини-

«окно»-1

«окно»-2

«окно»-3

«окно»-4

Рис. 5. Размещение ели на участке ельника мелкотравно-крупнопапоротникового Центрального лесного заповедника.

По осям — расстояние в м. Кружками обозначены деревья (ель), цифрами в кружках — классы возраста деревьев: 1 — 0—20 лет; 2 — 20—40; 3 — 40—60; 4 — 60—80; 5 — 80—100; 6 — 100—120; 7 — 120—140; 8 — 140—160; 9 — 160—180; 10 — 180—200 лет.

рующий вид *Dryopteris carthusiana* преобладает во всех «окнах», несмотря на то что появление его связано с ветровальными комплексами (Мирин, 1998). Возможно, это объясняется сильной конкурентоспособностью его корневища. Хорошую оценку микроклимата этих «окон» дают два «индикаторных» вида (каждый из которых встречается только в одном «окне»). Это *Carex ericetorum* в 3-м «окне» и *Chamaenerion angustifolium* в 1-м «окне». Первый вид относится к боровой опушечно-полянной свите А. А. Ниценко (1969) и характеризуется среднестепным увлажнением Л. Г. Раменского с соавт. (1956). Второй вид является «пионерным» нитрофильным и приурочен обычно к первым стадиям зарастания нарушенных местообитаний.

Такое разнообразие видов и почвенных условий обусловливается мозаичностью внутри климаксового елового фитоценоза и является результатом, прежде всего, жизнедеятельности и смены поколений эдификатора. В процессе распада старых деревьев образуется большое разнообразие микроместообитаний (ветровальных бугров и западин разной степени выраженности, разложения валежа и светового режима). Это, в свою очередь, приводит к разнообразию видового состава. Несмотря на то что «окна» разного возраста на нашей площади являют собой разные динамические стадии, следует отметить, что они имеют одинаковые доминирующие и содоминирующие виды и относятся к одному типу леса.

Далее мы попытались выявить особенности роста ели внутри каждого «окна», в частности проанализировать реакцию отдельных деревьев на осветление и перераспределение остальных ресурсов при образовании нового «окна». Для этого были построены кривые хода роста модельных деревьев (рис. 6); каждая кривая соответствует одному дереву. Показателем роста служила оценка жизненности, определенная по площади годичного кольца дерева. Этот показатель оценивает текущую жизненность, т. е. экотопическую и биотопическую обстановку в данный конкретный календарный год. Хорошо заметны общие закономерности роста модельных деревьев. У большей части деревьев в начальный период роста (до 50 лет) оценки жизненности очень низкие (не превышающие 2 баллов). Далее наблюдается резкое увеличение жизненности (от 5 до 12 баллов). Очевидно, что в этот промежуток времени большая часть древостоя выпала и образовалось новое «окно». В этот же период фиксируется появление нового поколения ели, причем характер кривых их роста в точности копирует кривые старшего поколения, что дает возможность предположить такое же происхождение и ряда старых деревьев. Однако единичные деревья имеют довольно высокую жизненность с самого начала их роста. По-видимому, эти деревья начали расти в «окнах» малого размера, образовавшихся в результате выпадения одного дерева.

Такая резкая реакция 40—60-летнего древостоя на осветление и перераспределение питательных ресурсов дает возможность датировать образование «окна» в прошлом (в данном случае это ~1915 г. в «окне» 2, ~1935—1940 гг. в «окнах» 3 и 4) и массового появления нового поколения (приблизительно через 20—30 лет в каждом случае), а также объяснить большую плотность подроста и возобновления уже появившегося.

В результате вышеизложенной модели динамики формируется разновозрастный массив леса, состоящий из довольно больших «окон», более или менее одновозрастных внутри себя. В этом же массиве существуют участки леса, разновозрастность на которых сложилась в результате выпадения отдельных (единичных) особей (что, по-видимому, характерно для всех остальных описаний, рассмотренных нами климаксовых сообществ, не подверженных столь частым стихийным бедствиям). Вполне возможно, что нижняя половина 1-го «окна» образовалась именно таким образом.

Аналогичную картину формирования возрастной структуры древостоя мы наблюдаем в елово-пихтарнике мелкотравном Устьянского р-на Архангельской обл. Основной полог древостоя сформирован пихтой (*Abies sibirica*), в подросте преобладает ель (*Picea obovata*). В напочвенном покрове доминирует *Oxalis acetosella*, содоминируют также *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea*, *Dryopteris expansa*; общее проективное покрытие состав-

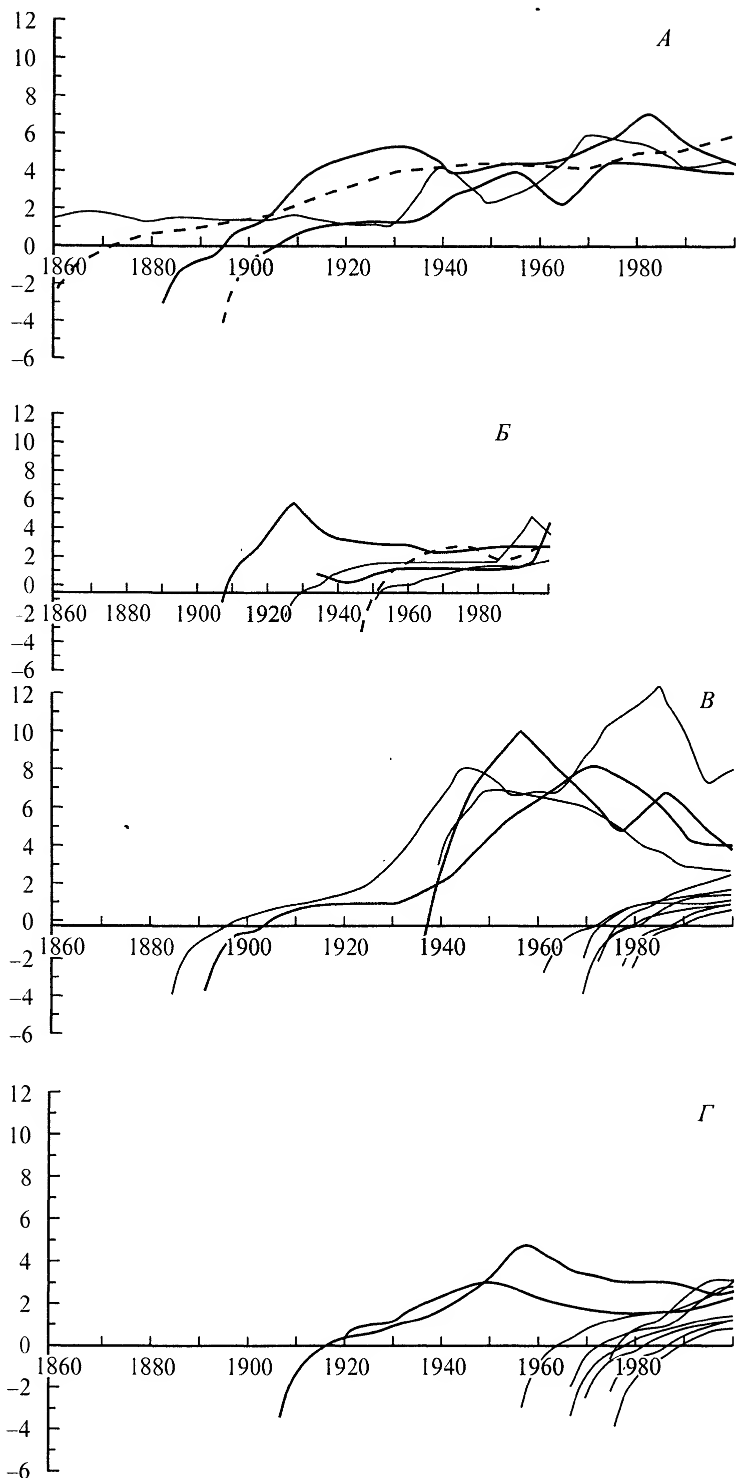


Рис. 6. Кривые хода роста модельных деревьев ельника мелкотравно-крупнопапоротникового Центрального лесного заповедника.

А—Г — «окна» 1—4. По оси абсцисс — года; по оси ординат — жизненность, баллов.

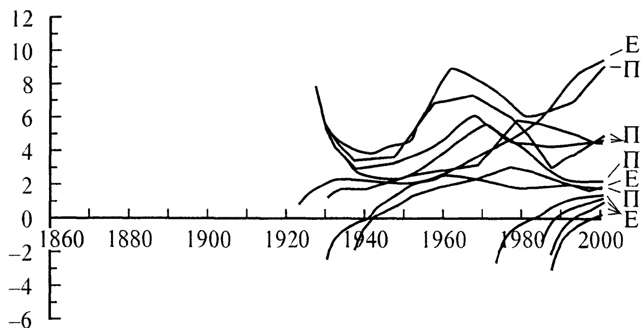


Рис. 7. Кривые хода роста модельных деревьев елово-пихтарника мелкотравного Устьянского р-на Архангельской обл.

По оси абсцисс — календарные года; по оси ординат — оценка жизненности в баллах. Е — ель; П — пихта.

ляет 60%. В. Г. Турковым (1985) на примере климаксовых пихтово-еловых лесов Среднего Урала было показано, что развитие таких сообществ идет через циклическую смену пород кондоминантов.

Для модельных деревьев ели и пихты были построены кривые хода роста по оценкам текущей жизненности (по площади годичного кольца). На рис. 7 представлены кривые хода роста ели и пихты елово-пихтарника мелкотравного. Можно отметить, что в целом наблюдается картина, описанная нами ранее в «окнах» 3 и 4 ельника мелкотравно-крупнопапоротникового ЦЛБГЗ. Отличие состоит в том, что здесь взрослый древостой почти полностью представлен *Abies sibirica*, а подрост — *Picea obovata*. Однако характер скачкообразного изгиба кривых точно так же отражает реакцию взрослого древостоя (в данном случае *Abies sibirica*) на осветление и перераспределение жизненных ресурсов в результате образования «окна», датирует его образование и объясняет массовое появление нового поколения.

Составу и строению травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов лесных климаксовых сообществ в литературе уделяется большое внимание (Злобин, 1960; Дыренков и др., 1981; Васенов, Просвирина, 1988; Ипатов, Кирикова, 1997; Волков, 1998; Широков, 1999). Так, А. Д. Волков (1998) отмечает, что одной из характеристик коренного леса, отличающей его от производных, является «относительно бедная, стабильная по составу, типично таежная флора». А. И. Широков (1999) считает характерными чертами климаксового сообщества регулярное образование «окон» в пологе древостоя, которое приводит к формированию большого количества экологических ниш для сопутствующих видов, высокое видовое разнообразие и поддержание комплексно-гетерогенного сложения сообщества. С. А. Дыренков с соавт. (1981) полагают, что высокое видовое разнообразие не является прямым признаком устойчивости растительных сообществ коренных таежных ельников. Видовое разнообразие таких ельников сопряжено прежде всего с трофическими условиями местообитания, затем — с переменностью экологических режимов и, наконец, с эдификаторными свойствами некоторых видов в основных ярусах ценозов.

Мы считаем, что число видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов климаксовых сообществ разных типов леса может существенно различаться. Видовое разнообразие определяется, в первую очередь, экотопическими и биотопическими условиями: освещенностью, почвенным богатством, варьированием увлажнения, выраженностью микрорельефа. Разнообразие этих условий в пределах одного сообщества и оптимальный их режим приводят к увеличению числа видов в лесных климаксовых сообществах.

Можно предположить, что в условиях одного типа леса, принимая во внимание все стадии его развития (в том числе и постдеструкционные), число видов по мере приближения к климаксу должно снижаться. Однако это предположение нельзя экстраполировать на еловые леса без специального исследования, в связи с опреде-

ленной спецификой развития коренных еловых сообществ. Дело в том, что в коренных климаксовых ельниках идет постоянный вывал деревьев, что приводит, в первую очередь, к увеличению разнообразия световых условий и микрорельефа. Это создает условия для поселения видов демутационного ряда. Такие виды могут присутствовать и в климаксовом сообществе, в результате чего общее число видов в климаксовом сообществе окажется соизмеримым с числом видов на стадиях демутационного ряда. Поэтому здесь необходимо специальное и более детальное исследование.

Рассмотрим особенности строения и структуры напочвенного покрова изучаемых сообществ. Основные показатели, характеризующие травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы, представлены в таблице. Число видов травяно-кустарничкового яруса в различных типах ельников значительно варьирует: от 10 в ельнике чернично-зеленомошном до 51 вида в ельнике разнотравно-мелкотравном. Число видов мохово-лишайникового яруса также существенно изменяется: от 6 в ельнике мелкотравно-разнотравном до 19 видов в ельнике злаково-разнотравном. Следует отметить, что закономерного изменения числа видов в широтном направлении обнаружить не удается. По-видимому, варьирование видового разнообразия в разных

Характеристика напочвенного покрова изученных ельников

Район исследования	Травяно-кустарничковый ярус: число видов	Травяно-кустарничковый ярус: преобладающие виды	Мохово-лишайниковый ярус: число видов	Мохово-лишайниковый ярус: преобладающие виды	Количество экологических свит	Ступени увлажнения	Ступени богатства почвы	Число описаний
				Ельник злаково-разнотравный				
I	45	*Calamagrostis arundinacea* *Equisetum sylvaticum* *Oxalis acetosella* *Pteridium aquilinum* *Rubus saxatilis* *Vaccinium vitis-idaea*	19	*Pleurozium schreberi* *Rhytidiadelphus triquetrus*	15	72—77	7	2
				Черноольхово-ельник кислично-высокотравный				
I	28	*Oxalis acetosella* *Dryopteris carthusiana*	11	*Pleurozium schreberi* *Rhodobrium roseum* *Rhytidiadelphus triquetrus*	12	72—80	7	1 1
				Ельник снытево-широкотравный				
I	28	*Aegopodium podagraria* *Asarum europaeum* *Rubus saxatilis*	14		7	70—73	7	
				Ельник кислично-разнотравный				
I	25	*Oxalis acetosella* *Rubus saxatilis* *Vaccinium myrtillus*	8	*Pleurozium schreberi*	8	68—74	7	1
				Осиново-ельник чернично-вейниковый				
I	21	*Calamagrostis arundinacea* *Vaccinium myrtillus*	9	*Pleurozium schreberi*	9	68—74	6—7	1

Район исследования	Травяно-кустарничковый ярус		Мохово-лишайниковый ярус		Количество экологических свит	Ступени увлажнения	Ступени богатства почвы	Число описаний
	число видов	преобладающие виды	число видов	преобладающие виды				
				Ельник чернично-зеленомошный				
I	20	*Vaccinium myrtillus*	7	*Pleurozium schreberi* *Dicranum polysetum* *D. scoparium* *Hylocomium splendens*	6	68—77	6—7	3
II	12	*V. myrtillus*	7	*Pleurozium schreberi*	5	69—77	4—5	9
III	10	*V. myrtillus*	7	*P. schreberi*	5	70—75	4—5	1
				Ельник мелкотравно-крупнопапоротниковый				
IV	23—28	*Dryopteris carthusiana* *Oxalis acetosella* *Vaccinium myrtillus* *Solidago virgaurea*	7	*Pleurozium schreberi* *Dicranum polysetum* *Sphagnum girgensohnii*	11	70—73	7	10
				Ельник разнотравно-мелкотравный				
III	51	*Athyrium filix-femina* *Oxalis acetosella*	9	*Rhytidiadelphus triquetrus* *Pleurozium schreberi*	17	70—74	7—8	1
				Ельник мелкотравно-разнотравный				
III	36	*Vaccinium myrtillus* *Oxalis acetosella*	6	*Hylocomium splendens* *Pleurozium schreberi*	11	70—74	7—8	1
				Ельник мелкотравный				
V	18	*Oxalis acetosella* *Dryopteris expansa* *Vaccinium myrtillus*	11	*Dicranum polysetum* *Pleurozium schreberi* *Plagiomnium sp.*	5	70—73	7	1
III	19	*Oxalis acetosella* *Dryopteris carthusiana* *Lycopodium annotinum*	7	*Pleurozium schreberi* *Rhytidiadelphus triquetrus* *Dicranum polysetum* *Hylocomium splendens*	8	70—72	7—8	1
				Елово-пихтарник мелкотравный				
V	36	*Oxalis acetosella* *Vaccinium myrtillus* *Maianthemum bifolium* *Linnaea borealis* *Rubus saxatilis* *Stellaria holostea* *Dryopteris expansa*	16	*Rhytidiadelphus triquetrus* *R. triquetrus* *Plagiomnium cuspidatum* *Pleurozium schreberi*	9	70—74	7	1
				Пихто-ельник мелкотравно-крупнопапоротниковый				
V	30	*Dryopteris expansa* *Equisetum sylvaticum* *Oxalis acetosella* *Maianthemum bifolium* *Linnaea borealis*	11	*Rhytidiadelphus triquetrus* *Plagiomnium sp.* *Brachythecium sp.*	9	70—74	7	1

Примечание. Районы исследования: I — Себежский р-н Псковской обл.; II — Нижнесвирский заповедник; III — Лужский р-н Ленинградской обл.; IV — Центральный лесной заповедник; V — Устьянский р-н Архангельской обл. Ступени увлажнения и богатства почвы приведены по Раменскому и др., 1956. Количество экологических свит приведено по Ниценко, 1969.

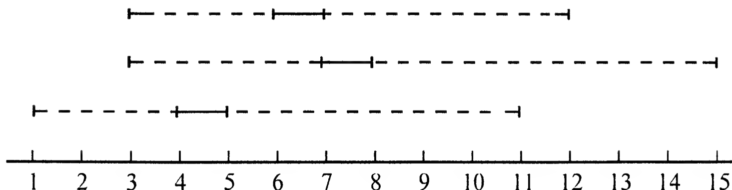


Рис. 8. Экологические амплитуды по богатству почвы в группах описаний (1—3).

Пунктиром обозначена амплитуда, на которой присутствует более 10 % видов; сплошной линией обозначена амплитуда, в которой встречается максимальное количество видов.

типах еловых сообществ обусловлено гетерогенностью экотопических условий в пределах ценоза. Для того чтобы описать эту гетерогенность и выявить экологическую структуру изученных сообществ, мы воспользовались экологическими свитами А. А. Ниценко (1969). Напомним, что для описания лесных сообществ Ниценко выделил 14 свит, 5 из них в разных количественных соотношениях преобладают в исследованных нами ельниках. Это следующие свиты: еловая черничная, еловополянная черничная, елово-кисличная, неморальная теневая и полунеморальная. Общее число свит в климаксовых сообществах разных типов ельников представлено в таблице. Для того чтобы более тщательно проанализировать экологические особенности изучаемых растительных сообществ, выявить различия между ними, мы воспользовались экологическими шкалами А. Г. Раменского с соавт. (1956). Анализ шкал проводился по методике, разработанной В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой (1997). В частности, для каждого описания фиксировались экологические амплитуды всех видов травяно-кустарничкового яруса по двум параметрам: увлажнение и богатство почвы. Затем рассчитывались частоты встречаемости видов для каждой градации экологического фактора (т. е. сколько видов в процентном соотношении присутствует на каждой ступени данного экологического фактора). Далее анализировались два показателя: экологическая амплитуда, на которой присутствует более 10 % от общего числа видов, и экологическая амплитуда, в которой встречается максимальное количество видов (она указана в таблице). Следует отметить, что по увлажнению сообщества практически не различаются, максимум видов почти на всех пробных площадях приходится на интервал от 68 до 77 ступени, что соответствует влажнолуговому увлажнению Раменского. Таким образом, все изученные нами климаксовые ельники имеют сходные условия увлажнения и не дифференцируются по этому фактору. Это несколько неожиданно, поскольку в большинстве случаев оказывается, что фактором, определяющим разнообразие сообществ, является почвенное увлажнение. Фактор богатства почвы варьирует сильнее, и здесь четко выделяются 3 группы описаний. На рис. 8 представлены амплитуды богатства почвы (максимальная, т. е. в которой встречается максимальное число видов, и общая, на которой присутствует более 10 % видов), рассчитанные для 3 групп описаний. К 1-й группе с максимумом видов, лежащим в интервале от 4 до 5 по шкале Раменского (т. е. с кислыми и бедными почвами), относятся ельники чернично-зеленомошные Лодейнопольского и Лужского районов Ленинградской обл. Ко 2-му блоку с максимумом видов, лежащим в интервале от 7 до 8 (т. е. со слабокислыми и небогатыми почвами), принадлежат ельники разнотравно-мелкотравные, описанные в Лужском р-не Ленинградской обл. Наконец, к 3-й группе, промежуточной между 1 и 2, максимум видов в которой в интервале от 6 до 7, относятся все остальные сообщества с переходными (от бедных кислых к небогатым слабокислым) почвам. Таким образом, для наших данных фактор богатства почвы оказался более информативным и позволил разделить сообщества на группы. Заметим также, что по мере увеличения богатства почвы среднее число видов в группах возрастает. Особенности формирования травяно-кустарничкового и мохового ярусов на разных стадиях климаксового цикла в разных типах еловых лесов требуют дальнейшего изучения.

Выводы

На основании анализа возрастной и пространственной структуры древостоя и анализа травяно-кустарничкового яруса 35 пробных площадей выявлены следующие закономерности.

1. Возможны несколько вариантов формирования разновозрастности древостоя в климаксовых ельниках: «окновая динамика» в результате выпадения отдельных перестойных деревьев и формирования густой куртины подроста в «окне»; формирование разновозрастного массива леса, состоящего из достаточно больших «окон», более или менее одновозрастных внутри себя, что характерно для ельников Центрального лесного заповедника; циклическая смена пород в пихтово-еловых растительных сообществах Устьянского р-на Архангельской обл.

2. Характер распределения показателей жизненности ели по классам возраста сходен. Он характеризуется отрицательными — нулевыми — бонитетами у подроста в связи с его большой плотностью (загущением) и ростом бонитета с возрастом по мере конкурентного отбора и увеличения размеров и эдификаторной силы особей ели. В случае пихто-ельников бонитет пихты выше в среднем на 2 балла особей ели того же класса возраста.

3. Анализ кривых хода роста модельных деревьев ельника мелкотравно-крупнопапоротникового ЦЛБГЗ и елово-пихтарника мелкотравного Устьянского р-на Архангельской обл. также выявил закономерности роста ели и пихты в связи с осветлением и перераспределением питательных ресурсов. Особенности кривых хода роста позволили датировать образование «окна» в прошлом и массовое появление возобновления. На этих кривых отчетливо выявляется резкое ступенчатое увеличение жизненности в определенный момент времени.

4. Плотность елового возобновления и выраженность подлеска (его проективное покрытие) в большой мере обусловливаются количеством подроста, который, в свою очередь, является следствием вывала взрослого древостоя. Видовое разнообразие подлеска (как и травяно-кустарничкового яруса) определяется условиями абиотической среды.

5. Количество видов травяно-кустарничкового яруса климаксовых ельников всех подзон таежной зоны очень сильно варьирует, прежде всего, в зависимости от экотопических и биотопических условий. Так, в Себежском р-не Псковской обл. (подзона хвойно-широколиственных лесов) количество видов травяно-кустарничкового яруса колеблется от 20 в ельнике чернично-зеленомошном до 45 в ельнике злаково-разнотравном. В ЦЛБГЗ Тверской обл. (подзона южной тайги) насчитывается 23—28 видов в ельнике мелкотравно-крупнопапоротниковом. В Лужском р-не Ленинградской обл. (подзона южной тайги) число видов травяно-кустарничкового яруса варьирует от 10 в ельнике чернично-зеленомошном до 51 вида в ельнике разнотравно-мелкотравном. В Нижнесвирском заповеднике Ленинградской обл. (подзона средней тайги) насчитывается 12 видов травяно-кустарничкового яруса в ельнике чернично-зеленомошном. В Устьянском р-не Архангельской обл. (подзона средней тайги) количество видов травяно-кустарничкового яруса колеблется от 18 в ельнике мелкотравном до 36 видов в елово-пихтарнике мелкотравном. Таким образом, можно утверждать, что число видов не является показателем климаксового ельника.

6. Количество экологических свит по Ниценко (1969) также сильно варьирует: от 5 свит в ельниках чернично-зеленомошных Ленинградской обл. и мелкотравном Архангельской обл. до 17 свит в ельнике разнотравно-мелкотравном Ленинградской обл. Экологическое разнообразие видов обусловливается, прежде всего, мозаичностью почвенных условий в результате жизнедеятельности эдификатора.

7. Все изученные нами климаксовые ельники имеют сходные условия увлажнения и не дифференцируются по этому фактору. Фактор богатства почвы варьирует сильнее, и здесь четко выделяются 3 группы описаний (с максимумом видов, лежащим в интервале от 4 до 5, от 6 до 7 и от 7 до 8 по шкале Раменского). Таким образом, для наших данных фактор богатства почвы оказался более информативным и

позволил разделить сообщества на группы. По мере увеличения богатства почвы среднее число видов в группах возрастает.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Климакс // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. 242 с.

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.

Алехин В. В. Что такое растительное сообщество? М., 1928. 150 с.

Васенов И. И., Просвирина А. П. Влияние ветровальных нарушений на напочвенный покров // Коренные темнохвойные леса южной тайги. М., 1988. С. 184—201.

Волков А. Д Сравнительная оценка экологической роли и биологической специфики коренных и производных лесов Северо-Запада таежной зоны России // Роль девственной надземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды. Гатчина, 1998. 87 с.

Георгиевский А. Б. Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 8—19.

Дыренков С. А. О структуре древостоев девственных ельников на востоке европейской части среднетаежной подзоны // Лесн. журн. 1969. № 1. С. 43—47.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. М.; Л., 1984. 55 с.

Дыренков С. А., Федорчук В. Н., Григорьева С. О. Видовое разнообразие растительных сообществ коренных таежных ельников // Экология. 1981. № 1. С. 26—33.

Еленкин А. А. Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений // Изв. Глав. бот. сада. 1921. Т. 20. Вып. 1. 98 с.

Злобин Ю. А. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели. Тюмень, 1960. 43 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1—2. С. 1—127.

Ильинский А. П. Опыт формулировки подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Глав. бот. сада. 1921. Т. 20. Вып. 2. С. 44—50.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Тип леса как система динамических рядов // Матер. Всесоюз. совещ. «Теория лесообразовательного процесса». Красноярск, 1991. С. 59—61.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценотический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 61—75.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Трофимец В. И Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экотопическая система ассоциаций // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 8. С. 23—35.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—830.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1991. № 4. С. 1—14.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А. Новые бонитировочные шкалы оценки жизненности деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. 1995. Сер. 3. Вып. 4. № 24. С. 42—48.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Соловьев Д. Е. О сравнении признаков оценки жизненности деревьев и древостоев // Вестн. ЛГУ. 1990. Сер. 3. Вып. 1. № 5. С. 47—52.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможность использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 45—47.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л., 1971. 215 с.

Мирин Д. М. Особенности восстановительной и климаксовой динамики ельника кисличного // Тез. к межд. конф. Сыктывкар, 1998. С. 42.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.

Почвоведение / Под ред. В. А. Ковды, Б. Г. Розанова, М., 1988. 216 с.

Разумовский С. М. Закономерности динамики фитоценозов. М., 1981. 232 с.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 232 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Турков В. Г. Пространственно-временная структура ценопопуляций эдификаторов климаксовых пихтово-еловых лесов Среднего Урала // Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск, 1985. С. 3—10.

Широков А. И. О полидоминантности древостоев ненарушенных лесных сообществ // Матер. Всерос. науч. конф. Геоботаника XXI в. Воронеж, 1999. С. 92.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Lorimer C. Y., Frelich L. E. Estimaiting gap origin probabilities for canopy tress // Ecology. 1988. Vol. 69. N 3. P. 778—785.

SUMMARY

Climax associations of different spruce forest types of North-Western Russia were described and compared. The main signs of natural climax communities have been revealed. Several variants of forming of different-age wood stand in the climax spruce forests were found.

УДК 581.0(470.22) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© Г. С. Антипина

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРБАНОФЛОРЫ В УСЛОВИЯХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ (НА ПРИМЕРЕ ГОРОДА КОСТОМУКША, КАРЕЛИЯ)

G. S. ANTIPINA. FEATURES OF URBAN FLORA FORMATION UNDER CONDITIONS OF TAIGA ZONE (EXAMPLE OF KOSTOMUKSHA TOWN, KARELIA)

Петрозаводский государственный университет
185610 Петрозаводск, пр. Ленина, 33
Факс (814)76-38-64
E-mail: antipina@mainpgu.karelia.ru
Поступила 24.05.2001

Изучена флора сосудистых растений Костомукши — малого города на севере Карелии. Проведен анализ флоры, показаны особенности аборигенного и адвентивного компонентов флоры. Рассмотрены начальные стадии урбанофлорогенеза в условиях таежной зоны и перспективы дальнейшего изменения урбанофлоры.

Ключевые слова: флора, урбанофлора, сосудистые растения, урбанизация, флорогенез, таежная зона, Карелия, Восточная Фенноскандия.

Важным компонентом городской среды является урбанофлора — система популяций видов, спонтанно поселившихся в пределах городской черты и зеленой зоны (Бурда, 1991). Она имеет свои ботанико-географические особенности и рассматривается в системе региональных естественных флор (Ильминских, Шмидт, 1994). Флорогенез на урбанизированных территориях представляет собой самостоятельный тип антропогенного преобразования флоры (Ильминских, 1993).

Воздействие антропогенных факторов на растения в условиях урбанизированной среды может быть как прямым (вырубка деревьев, сбор травянистых растений), так и косвенным (изменение водного режима, уплотнение почвы, загрязнение и т. д.) (Kornaš, 1982; Дружинина, Мяло, 1990; Бурда, 1991). Считается, что унификация природной среды городов приводит к потере разнообразия, присущего естественной природной флоре (Ильминских, 1989), синантропизации растительного покрова, обеднению, космополитизации и унификации флоры (Бурда, 1991; Березуцкий, 1999). В связи с этим динамика флоры на урбанизированных территориях связана с проблемой сохранения биологического разнообразия (Юрцев, 1998).

В нашей стране за последние десятилетия изучение флоры выполнено в ряде городов. Это в основном крупные и достаточно старые города, возраст которых составляет столетия — С.-Петербург, Казань, Уфа, Новгород, Саратов, Петрозаводск и др. (Ильминских, 1993; Ишбирдина, Ишбирдин, 1993; Хмелев, Березуцкий, 1995; Антипина и др., 1996; Попов, 1998; Березуцкий, 1999; Уральская, 2000). Урбанофлоры таких городов сложились достаточно давно, и в настоящее время изменения их видового состава связаны в основном с заносом новых адвентивных видов. «Исходные» флоры и первые стадии урбанофлорогенеза для них неизвестны, так как, естественно, они не были зафиксированы в далеком прошлом, до начала строительства городов. Изучение флоры молодых городов, возраст которых не превышает 20—30 лет, позволит выявить начальные стадии преобразования природной флоры и рассмотреть в динамике формирование урбанофлоры как специфического при-

родного явления. Ботанический мониторинг флоры может дать обширный фактический материал для флористики и флорогенетики, определить интенсивность изменения флоры на урбанизированных территориях, получить достоверные сведения о процессах натурализации новых адвентивных видов.

Материал и методика

Костомукша — небольшой город на северо-западе России, на границе с Финляндией. Площадь его составляет 41.5 км^2, население — около 32 тыс. человек. Статус города он получил в 1983 г., а начал строиться в 1970-х годах одновременно с Костомукшским горно-обогатительным комбинатом (ГОК), созданным на базе Костомукшского железорудного месторождения.

Территория города расположена в северной Карелии, в пределах Балтийского кристаллического щита на восточном склоне Западно-Карельской возвышенности. Преобладают подзолистые и болотные почвы. Климат характеризуется коротким вегетационным периодом, поздним наступлением весны (конец мая—начало июня), ранним наступлением осени (вторая декада августа), наибольшей в республике длительностью дневного солнечного освещения летом (более 20 ч в июне—июле), небольшой мощностью снежного покрова, наименьшим в Карелии количеством атмосферных осадков (535 мм) (Романов, 1961). Безморозный период длится в среднем 70—90 дней, количество дней со снежным покровом — свыше 180. Территория относится к северной подзоне тайги, в растительном покрове преобладают зеленомошные сосняки. Современная флора города формировалась на основе флор сосняков и ельников. О характере исходного растительного покрова позволяют судить не только окружающие город леса, но и «флора и растительность» расположенного рядом с городом заповедника «Костомукшский», который был создан в первые годы освоения территории.

В системе флористического районирования Костомукша принадлежит к Североевропейской провинции Циркумбореальной области Голарктического флористического царства (Тахтаджян, 1978), Кемскому флористическому району (Раменская, 1983), биогеографической провинции Karelia pomorica occidentalis (Кравченко и др., 2000).

Средообразующее значение для города имеют хвойные леса и оз. Контокки. Город спроектирован и застроен таким образом, что лишь на нескольких главных улицах растительный покров был полностью уничтожен. Внутри городских кварталов, дворов сохранены лесные куртины сосняков и ельников, на окраинах города и берегах озера распространены также луговые и заболоченные участки, прибрежная и водная растительность. Именно это во многом определяет неповторимый облик Костомукши и вместе с тем обеспечивает возможность сохранения и успешного произрастания многих антропофобных видов растений. В то же время с началом строительства в городе сформировались новые для региона вторичные типы местообитаний — улицы, дворы, автомобильные и железная дороги, промышленная зона и т. д., обеспечивающие распространение адвентивных видов. Растительный покров прилегающей к комбинату территории испытывает значительное аэротехногенное загрязнение, но ореол распространения направлен на северо-восток от города (Государственный..., 2000).

В работе были использованы фонды Гербария Петрозаводского государственного ун-та (ПетрГУ). В анализ включены виды, указанные для города другими авторами (Кравченко, 1997; Кравченко, Гнатюк, 1997). Названия видов приводятся согласно сводке С. К. Черепанова (1995), объем семейств принят в соответствии с системой А. Л. Тахтаджяна (1987).

Результаты и обсуждение

Флора Костомукши достаточно разнообразна, в ней представлены 428 видов сосудистых растений, принадлежащих к 235 родам, 68 семействам, 54 порядкам,

Состав ведущих семейств аборигенного и адвентивного компонентов флоры

Аборигенный компонент флоры				Адвентивный компонент флоры			
место	семейство	число видов	доля от общего числа видов, %*	место	семейство	число видов	доля от общего числа видов*
1	*Cyperaceae*	35	13	1	*Asteraceae*	27	17
2	*Asteraceae*	28	11	2	*Poaceae*	19	12
3	*Poaceae*	23	9	3	*Brassicaceae*	16	10
4	*Rosaceae*	16	7	4—5	*Caryophyllaceae*	15	10
5	*Ericaceae*	13	5	4—5	*Rosaceae*	15	10
6—7	*Scrophulariaceae*	9	3	6	*Fabaceae*	14	9
6—7	*Ranunculaceae*	9	3	7	*Polygonaceae*	7	4
8	*Fabaceae*	7	3	8	*Lamiaceae*	6	4
9	*Lamiaceae*	6	2	9—10	*Apiaceae*	5	3
10	*Apiaceae*	5	2	9—10	*Scrophulariaceae*	5	3
	Всего	151	58			129	82

Примечание. * Соответственно аборигенных и адвентивных видов.

7 классам и 5 отделам. Для сравнения, в заповеднике «Костомукшский» отмечены от 376 (Гнатюк, Крышень, 2001) до 391 (Кравченко, Белоусова, 1990; Кравченко, Кашеваров, 1997) видов, а флора такого крупного города, как Петрозаводск, по данным автора, насчитывает более 600 видов.

В составе флоры выявлено 266 аборигенных (62% от общего числа) и 162 (38%) адвентивных вида.

Аборигенные виды занимают ведущее положение во флоре Костомукши. Первые три места принадлежат семействам *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae* (см. таблицу). Обычными видами являются *Carex acuta* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *Eriophorum vaginatum* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drej., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Phleum pratense* L., *Hieracium pilosella* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Solidago virgaurea* L. и др. Если нахождение на ведущих местах семейств *Asteraceae* и *Poaceae* типично для городских флор, то положение сем. *Cyperaceae* не совпадает с литературными данными. В работах по флоре городов обычно отмечается снижение доли *Cyperaceae* по сравнению с природными флорами (Ильминских, 1993; Ишбирдина, Ишбирдин, 1993; Антипина и др., 1996), что объясняется утратой в городах водных местообитаний. В составе аборигенного компонента флоры Костомукши (как и всей Карелии) *Cyperaceae* занимает первое место, что обусловлено сохранением на городской территории мест, к которым приурочены виды этого семейства (влажные понижения в участках леса на окраине города, канавы, болотистые участки, берег озера, ручьи).

Большинство аборигенных видов приурочено к сохраненным участкам естественной растительности, но апофиты (например, *Ranunculus acris* L., *Rumex acetosa* L., *Trifolium pratense* L., *Prunella vulgaris* L., *Taraxacum officinale* Wigg. s. l., *Tussilago farfara* L., *Juncus bufonius* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Poa pratensis* L.) активно заселяют синантропные экотопы.

Среди аборигенных видов преобладают травянистые многолетники (76%). Однолетники (например, *Melampyrum pratense* L., *Callitriche palustris* L., *Alopecurus aequalis* Sobol.) и двулетники (*Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek., *Carum carvi* L.) немногочисленны (соответственно 6 и 1%). Многолетники встречаются в основном в травяно-кустарничковом ярусе лесных (*Lycopodium annotinum* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Trientalis europaea* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt) и луговых (*Geranium sylvaticum* L., *Anthriscus sylvestris*

(L.) Hoffm., *Campanula rotundifolia* L., *Dactylis glomerata* L.) участков, а одно- и двулетники — во вторичных экотопах. Деревьям (*Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L.) принадлежит незначительное участие во флоре (около 5 %), но в растительности города они играют главенствующую роль. *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. s. l. являются эдификаторами лесных фитоценозов, представленных на территории города. Кустарники (*Juniperus communis* L., *Salix phylicifolia* L., *Rosa majalis* Herrm., *Daphne mesereum* L.) (7 % общего числа видов) образуют подлесок лесов. Кустарнички (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Empetrum nigrum* L., *Linnaea borealis* L.) являются важными компонентами травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов и встречаются в городе в пределах фрагментов естественной растительности.

В спектре жизненных форм по Раункиеру преобладают гемикриптофиты (63.2 %), что характерно для бореальных флор в целом (Раменская, 1983).

Преобладающее значение во флоре имеют мезофиты и гигрофиты, поскольку большинство аборигенных видов приурочены к фрагментам естественной растительности с достаточным или повышенным увлажнением. Около половины местных видов являются мезотрофными. Олиготрофные виды произрастают на песчаных обочинах дорог, вдоль лесных троп, на территории гаражей, а евтрофные виды отмечены в основном на берегу оз. Контокки и на бывшей городской свалке на территории промплощадки ГОК. Преобладают растения открытых и полуоткрытых мест — гелиофиты и семигелиофиты, а сциофиты сохраняются лишь в затененных лесных биотопах на окраинах города и в березняках вдоль железной дороги.

Лесные сообщества и типичные лесные виды, в том числе деревья-эдификаторы и кустарнички, обладают достаточной устойчивостью в условиях города, если они испытывают только косвенное антропогенное воздействие. Сохраненные изначально лесные участки успешно существуют в городах в течение по крайней мере нескольких десятилетий, что видно на примере не только Костомукши и других небольших городов Карелии, но и столицы республики — Петрозаводска, крупного города с населением 280 тыс. человек и возрастом около 300 лет. Вместе с тем способность к самовосстановлению у этих фитоценозов в условиях города низкая — однажды уничтоженные, они не восстанавливаются естественным путем, замещаясь луговыми, рудеральными, рудерально-сегетальными фитоценозами.

Анализ географических элементов аборигенной флоры (Раменская, 1983) выявил преобладание бореальных видов (66 %). Арктоальпийские и арктобореальные виды, такие как *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Ashers. et Graebn., *Lusula sudetica* (Willd.) Schult., *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr. и др., приурочены к естественным лесным или болотным фитоценозам на окраинах города. Неморальные виды (*Stachys officinalis* (L.) Trevis., *Campanula latifolia* L., *C. rapunculoides* L.) встречаются в основном в нарушенных биотопах, а бореально-неморальные (*Convallaria majalis* L., *Paris quadrifolia* L., *Carex elongata* L., *Melica nutans* L. и др.) отмечены в лесных фитоценозах в пределах города. Среди долготных групп ведущее место занимают евразиатская и циркумполярная.

Следовательно, флора города сохраняет типичный зональный характер. Это было отмечено для Петрозаводска (Антипина и др., 1996) и Новгорода (Уральская, 2000). Вместе с тем флора более южных и древних городов постепенно приобретает азональные признаки (Ильминских, 1989, 1993). Можно предположить, что преобразование флоры северных городов происходит более медленно, чем южных.

Среди аборигенных видов антропогенно измененных территорий выделяют 3 группы видов. 1-я — остаточные виды, сохраняющиеся в городах в течение десятков лет, но при отмирании более не возобновляющиеся, 2-я — индифферентные виды, 3-я — виды-апофиты, которые выходят на вторичные синантропные местообитания (Дорогостайская, 1963). Эти группы по шкале гемеробности (антропотолерантности) (Frank, Klotz, 1990; Ишбирдина, Ишбирдин, 1993; Юзбеков, Фролов, 2000) соответственно можно определить как агемеробные и олигогемеробные (урбанофобные), мезогемеробные (урбанонейтральные) и эугемеробные (урбанофильные).

Соотношение видов аборигенного компонента по группам гемеробности следующее: агемеробные виды составляют 15 %, олиго- и мезогемеробные — по 40, эугемеробные — 5. Эугемеробные виды (*Taraxacum officinale*, *Populus tremula* и др.) относятся к урбанофильным представителям флоры и представлены видами-апофитами, которые распространяются на синантропные экотопы. С годами можно ожидать расширения апофитного компонента городской флоры за счет тех видов, которые на сегодня не выявлены на территории города. Примерами остаточных (урбанофобных, агемеробных и олигогемеробных) видов являются многие представители семейств *Orchidaceae* (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soo s. l., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Listera cordata* (L.) R. Br.) и *Cyperaceae* (*Carex flava* L., *C. pauciflora* Lightf., *C. vesicaria* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.). Они приурочены к участкам, еще не измененным или мало измененным хозяйственной деятельностью. Например, *Corallorhiza trifida* Chatel. отмечен на территории, отведенной под строительство коттеджей. После вырубки леса этот вид может исчезнуть из состава флоры города. Именно за счет урбанофобных — агемеробных и олигогемеробных видов, которые составляют более половины флоры города, можно ожидать снижения видового разнообразия аборигенной фракции флоры.

Считается, что аборигенный компонент флоры обладает достаточной консервативностью, устойчивостью. Сравнение г. Костомукши и территории заповедника «Костомукшский» показало существенное снижение (примерно на 24 %) биологического разнообразия аборигенных видов. Если для заповедника указано 293 аборигенных вида (Гнатюк, Крышень, 2001), то для города — 224. В первую очередь выпадают специализированные, стенотопные виды, относящиеся к группам агемеробных и урбанофобных растений. Вероятно, со временем этот процесс замедлится, так как неустойчивые виды уже исчезли, а оставшиеся аборигенные виды, достаточно устойчивые к условиям городской среды, будут успешно существовать на территории города и его окрестностей в течение многих десятилетий, если будут сохраняться соответствующие экотопы.

Особое место в составе аборигенной фракции флоры города занимают редкие, нуждающиеся в охране виды растений, внесенные в «Красную книгу Карелии» (1995) и «Red Data Book of East Fennoscandia» (1998). Это, например, *Isoëtes lacustris* L., *Dianthus arenarius* L., *Origanum vulgare* L., *Pinguicula alpina* L., *Corallorhiza trifida*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. Следует принять меры по охране этих растений — сохранить среду их обитания, прежде всего урбанофобные растительные сообщества (прибрежно-водные, болотные, лесные). Желателен ботанический мониторинг за состоянием популяций редких растений в городе.

Адвентивные виды играют большую роль в формировании урбанофлоры Костомукши (162 вида). Они приурочены преимущественно ко вторичным экотопам, которые обеспечивают их расселение. Основными путями заноса являются прежде всего железная и автомобильные дороги, именно к транспортным путям приурочены первые местонахождения многих видов. Набор адвентивных видов флоры северного города достаточно универсален, в него входят обычные заносные виды флоры Карелии, имеющие преимущественно южное происхождение и приспособленные к условиям обитания на городских территориях.

Значительное участие в адвентивной фракции флоры играют семейства *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae* (см. таблицу). Увеличение числа видов наблюдается в сем. *Fabaceae*. Если для заповедника «Костомукшский» указано только 7 видов этого семейства (Кравченко, Белоусова, 1990; Кравченко, Кашеваров, 1997), то в городе отмечен 21 вид, в том числе такие заносные растения, как *Amoria hybrida* (L.) C. Presl, *Medicago falcata* L., *Melilotus albus* Medik., *Lotus corniculatus* L., которые успешно внедряются в рудеральные и придорожные экотопы, иногда образуя монодоминантные заросли (*Melilotus albus*, *M. officinalis* (L.) Pall.).

Среди адвентивных видов преобладают многолетние и однолетние травы, гемикриптофиты и терофиты. Такое соотношение обусловлено более высокой способностью к натурализации травянистых растений за счет интенсивного семенного

и (или) вегетативного размножения и наличием в городе подходящих для их произрастания экотопов (пустыри, дворы, обочины дорог и др.), которые возникают одновременно с началом строительства и вырубкой леса на строительных площадках. Среди экологических групп адвентивной фракции лидируют группы мезотрофов, мезофитов и гелиофитов.

В городе отмечены как виды-археофиты (*Stellaria media* (L.) Vill., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Chenopodium album* L. и др.), так и неофиты (*Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Oenothera rubricaulis* Klebahn, *Hordeum jubatum* L. и др.). Необычным для Карелии и севера в целом является произрастание на промплощадке ГОК ювенильных особей *Armeniaca vulgaris* Lam. Этот факт перекликается с находками всходов *Malus domestica* Borkh. на рудеральных участках города Воркуты (Дорогостайская, 1963).

В группе адвентивных видов представлены случайные заносные, ксенофиты (80 видов — *Brassica juncea* (L.) Czern., *Hesperis matronalis* L., *Medicago falcata*, *Lycopersicon esculentum* Mill., *Helianthus annuus* L. и др.), сегетально-рудеральные (27 видов — *Galium aparine* L., *Galeopsis bifida* Boenn, *Crepis tectorum* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt. и др.), рудеральные (26 видов — *Urtica dioica* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Plantago major* L. и др.), сегетальные (9 видов — *Anthemis tinctoria* L., *Sonchus arvensis* L. и др.), эрозиофилы (*Amoria hybrida* (L.) C. Presl, *Chaerophyllum prescottii* DC.). По мере развития сельскохозяйственного производства в окрестностях города можно ожидать расширения состава сегетальных видов, диаспоры которых попадают на север вместе с посадочным материалом более южного происхождения. Эргазиофигофиты — дичающие культивируемые виды, «беглецы из культуры» (18 видов), переходят в синантропные экотопы в основном с дачных участков, расположенных на окраинах города. Это, например, *Armoracia rusticana* Gaerth., Mey. et Scherb., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Valeriana officinalis* L., *Aster salignus* Willd., *Calendula officinalis* L. и др. Многочисленные виды растений, культивируемые на дачных участках в окр. г. Костомукши, также являются резервом расширения адвентивной фракции флоры города.

В целом адвентивная фракция как динамичный компонент флоры в г. Костомукше находится в стадии формирования. За прошедшие 25—30 лет произошло ее существенное расширение. Если для заповедника «Костомукшский» в настоящее время отмечено 83 адвентивных вида (Гнатюк, Кравченко, 2001), то для Костомукши — 147. Прирост в течение 30-летнего периода составляет 64 вида (44 %), а скорость экспансии более 2 видов в год. Известно, что для адвентивных видов очень важен фактор времени, следовательно, можно прогнозировать существенное расширение этого компонента флоры.

Убыль аборигенных видов составила 69 видов. Но адвентивные виды, замещая аборигенные в арифметической сумме видов, конечно, не замещают их в составе флоры как природной системы. Адвентивные виды не заменяют утраченные аборигенные виды в растительном покрове, а расселяются по вторичным синантропным экотопам. Следовательно, происходит обеднение естественных фитоценозов при одновременном существенном обогащении синантропной флоры.

Сходство флор заповедника «Костомукшский» (естественная флора) и г. Костомукша (урбанофлора) можно оценить как умеренное (коэффициент Жаккара 0.45). Таким образом, 30-летний срок существования города в условиях северной тайги достаточен для появления специфической урбанофлоры, сочетающей в себе элементы природной флоры и типичный городской компонент.

Заключение

Анализ флоры молодого таежного города показал ее значительное разнообразие. Среди аборигенных видов преобладают остаточные урбанофобные виды, среди адвентивных — случайные заносные. За 30 лет преобразования территории города

произошло существенное обеднение аборигенного компонента флоры и значительное обогащение адвентивной фракции, формирование которой еще не завершено. Скорости этих двух противоположных процессов примерно равны, но приток адвентивных видов не может возместить утрату аборигенных видов в составе флоры как природной системы, следствием чего является обеднение состава естественных фитоценозов на территории города при одновременном существенном обогащении состава растений в синантропных экотопах.

Как известно, флора Фенноскандии носит миграционный характер, а флорогенез на территории Карелии в целом еще не завершился (Елина, 2001). С одной стороны, с начала голоцена продолжается естественный флорогенез, с другой — с начала XX в. идет более быстрое, длящееся десятилетиями, интенсивное преобразование флоры, связанное с антропогенными факторами, в том числе урбанизацией. На урбанизированных территориях действие антропогенных факторов перекрывает по масштабу и интенсивности природные факторы.

С точки зрения флористики, г. Костомукша может служить удобным объектом мониторинга процессов формирования и изменения флоры в условиях урбанизированной среды на севере.

Благодарности

Автор выражает благодарность Е. П. Гнатюк за предоставленные флористические материалы, О. Л. Кузнецову и А. В. Кравченко за помощь в определении растений; студентке кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ Г. В. Таловиной за участие в сборе и обработке материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипина Г. С., Тойвонен И. М., Марковская Е. Ф. и др. Флора сосудистых растений города Петрозаводска // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 63—67.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8—19.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Пространственная дифференциация флоры средней Карелии // Труды Карельского НЦ РАН. Сер. «Биология». Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2001. Вып. 2. С. 43—58.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 1999 году. Петрозаводск, 2000. 190 с.

Дорогостайская Е. В. Опыт характеристики рудеральной и сорной растительности города Воркуты и его окрестностей // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 7. С. 1015—1020.

Дружинина О. А., Мяло Е. Г. Охрана растительного покрова Крайнего Севера. М., 1990. 176 с.

Елина Г. А. Палеорастительность Карелии за последние 9300 лет // Труды Карельского НЦ РАН. Сер. «Биология». Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2001. Вып. 2. С. 27—38.

Ильминских Н. Г. Экологические и флористические градиенты в урбанизированном ландшафте // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М., 1989. С. 3—5.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Ильминских Н. Г., Шмидт В. М. Специфика городской флоры и ее место в системе других флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 261—267.

Ишбирдина Л. М., Ишбирдин Л. Р. Динамика флоры Уфы за 60—80 лет // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 1—6.

Кравченко А. В. Дополнения к флоре Карелии. Петрозаводск, 1997. 58 с.

Кравченко А. В., Белоусова Н. А. Флора заповедника «Костомукшский» и возможности использования некоторых декоративных видов в озеленении северных городов и поселков // Озеленение и садоводство в Карелии. Петрозаводск, 1990. С. 32—43.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П. Основные тенденции формирования флоры молодого таежного города Костомукша // Биоиндикация и оценка повреждения организма и экосистем. Матер. междунар. конф. Петрозаводск, 1997. С. 43—44.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Кузнецов О. Л. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск, 2000. 75 с.

Кравченко А. В., Кашеваров Б. Н. Дополнение к флоре заповедника «Костомукшский» // Флора и фауна охраняемых природных территорий Карелии. Петрозаводск, 1997. Вып. 1. С. 103—114.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 216 с.

Попов В. И. О новых и редких для северо-запада России видах адвентивных растений, найденных в Санкт-Петербурге // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 139—145.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 213 с.
Романов А. А. О климате Карелии. Петрозаводск, 1961. 139 с.
Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.
Тахтаджян А. Л. Система Магнолиофитов. Л., 1987. 438 с.
Уральская Н. Г. Некоторые особенности флоры Новгорода, связанные с преобразованием его ландшафтов // Формирование растительного покрова на урбанизированных территориях. Великий Новгород, 2000. С. 20—22.
Хмелев К. Ф., Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры окрестностей города Саратова за последние 100 лет // Экология. 1995. № 5. С. 363—367.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
Юзбеков А. К., Фролов А. К. Городская среда и растения // Формирование растительного покрова на урбанизированных территориях. Великий Новгород, 2000. С. 53—56.
Юрцев Б. А. Изучение и сохранение биологического разнообразия: вклад флористики // Изучение биоразнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 10—34.
Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle, 1990. 167 s.
Kornaš. Man's impact upon the flora: processes and effects // Mem. Zool. 1982. Vol. 73. P. 11—30.
Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 350 p.

SUMMARY

The flora transformation in the northern subzone of the taiga zone in the course of urbanization of the territory is considered. The subject of the research is a small young town Kostomuksha in the northern Karelia on the border with Finland.

Over 30 years of development of the territory, a specific urban flora has generated. Flora of the town comprises 428 species of vascular plants. Existence of sites of the natural vegetation within the town provides preservation of the flora biodiversity. The indigenous fraction of the flora comprises 266 species (62 % of the total number). The adventitious fraction of the urban flora contains 162 species. The flora of the town keeps boreal character.

Some rare plant species included in the «Red Data Book of Karelia» and the «Red Data Book of East Fennoscandia», are marked in the town area.

The initial flora has lost 69 indigenous species and enriched by 64 adventitious species over 25—30 years. The rate of indigenous species loss has made 2—3 species per year. The rate of expansion of adventitious species has made over 2 species per year.

Kostomuksha is a unique object for botanical monitoring and study of urban florogenesis under conditions of the taiga zone.

УДК 581.4/.5:633:2(470.1/.2) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© **Н. П. Ларионова, Е. И. Синькевич**

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТРАВОСТОЯ ЛУГОВЫХ АГРОЦЕНОЗОВ НА ОСУШЕННЫХ ТОРФЯНЫХ ПОЧВАХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

N. P. LARIONOVA, E. I. SIN'KEVICH. ECOLOGICAL AND BIOMORPHOLOGICAL COMPOSITION OF GRASS STAND IN MEADOW AGROPHYTOCOENOSES ON DRAINED PEAT SOIL IN SOUTHERN KARELIA

Институт биологии Карельского научного центра РАН
185610 г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (8142) 77-98-10
E-mail larion@krc.karelia.ru
Поступила 12.07.2000

Изучен состав биоморф луговых агроценозов, расположенных на осушенных торфяных почвах, и его изменения в разных экологических условиях. На длительно окультуренном участке доминируют рыхлодерновинные мезофильные растения. Со временем появляются длиннокорневищные и длинностержнекорневые виды, причем с возрастом сеяных лугов доля их увеличивается. Несмотря на смену видового состава, при внесении полного минерального удобрения в травостое длительное время преобладают мезофиты, и продуктивность агроценозов сохраняется довольно высокой.

Ключевые слова: динамика эколого-биологического состава, продуктивность, луговые агроценозы, осушенные торфяные почвы, Карелия.

Изменение почвенных условий при хозяйственной деятельности человека (вырубка лесов, осушение болот и др.) приводит к изменению видового состава травостоя. Определенный интерес представляет трансформация растительного покрова болотного ценоза в связи с его осушением. На осушенных землях часто наблюдается недолговечность сеяных лугов, видовой состав которых обычно сохраняется 5—6 лет (Козлов, 1984; Bauer, 1978). Наряду со сменой видового состава изменяется и эколого-биоморфологический состав травостоя.

Цель наших исследований — изучение видового состава и динамики экологических и биоморфологических групп растений сеяных луговых агроценозов, созданных на осушенной торфяной почве, в различных экологических и агротехнических условиях.

Материал и методика

Исследования проводили на Корзинском научном стационаре Института биологии Карельского научного центра РАН, расположенном в южной части Карелии. В течение 1978—1999 гг. изучали продуктивность, видовой состав и динамику экологических и биоморфологических групп растений луговых агроценозов в разных экологических условиях. Наблюдения, проведенные на этих же участках в течение 1975—1978 гг., были опубликованы ранее (Елисеева, Козлов, 1981; Козлов и др., 1982). Изучение развития и изменения видового состава травостоя проводили на стационарных площадках (СП) площадью по 100 м². СП расположены на осушенном болотном массиве и различаются по следующим показателям: глубина торфяной залежи, водный режим, вид почвы, агротехнические условия. Для сравнения приводится характеристика травостоя неосушенного болота. Названия растений даются по М. Л. Раменской, В. Н. Андреевой (1982).

На всех участках, кроме СП-1, ежегодно вносятся минеральные удобрения из расчета $N_{90}P_{90}K_{120}$. Азотные удобрения распределяются двумя равными частями: весной и после первого укоса. Фосфорно-калийные удобрения вносятся весной. Использование травостоя двуукосное.

Участок, где расположена СП-1, осушен в 1962 г. открытой мелиоративной сетью с расстоянием между дренами 50 м и используется как контроль. Торфяная залежь мощностью 320 см подстилается песчаной мореной. Почва перегнойно-торфяная низинного типа. Известь (6 т/га) и минеральные удобрения ($N_{60}P_{60}K_{60}$) здесь были внесены лишь в 1963 г. перед посевом многолетних трав (травосмесь с участием *Phleum pratense* L. и *Festuca pratensis* Huds). С 1963 г. используется без внесения удобрений. В 1974 г. проведен посев *Phleum pratense* и *Festuca pratensis*.

СП-2 осушена в 1963 г. закрытым деревянным дренажем. Расстояние между дренами 40 м. Мощность торфяной залежи 70 см. Подстилающая порода — песчаная морена. Почва перегнойно-торфяная низинного типа. Многолетние травы (*Phleum pratense* и *Festuca pratensis*) посеяны в 1964 г.

СП-3 осушена в 1963 г. закрытым деревянным дренажем с расстоянием между дренами 40 м. Мощность торфяной залежи 250 см. Подстилается, так же как СП-4 — 7, озерно-ледниковыми ленточными глинами. Почва перегнойно-торфяная низинного типа. В 1974 г. высеяна травосмесь, включающая *Phleum pratense* и *Festuca pratensis*.

СП-4 осушена в 1963 г. закрытым деревянным дренажем, расстояние между дренами 20 м. Мощность торфяной залежи 140 см. Почва перегнойно-торфяная низинного типа. Травосмесь из *Phleum pratense* и *Festuca pratensis* посеяна в 1974 г.

СП-5 осушена в 1963 г. деревянным дренажем через 20 м. Мощность торфяной залежи 260 см. Почва перегнойно-торфяная сильноожелезненная низинного типа. В 1971 г. посеяна *Festuca pratensis*.

СП-6 осушена в 1972 г. гончарным дренажем с расстоянием между дренами 14 м. Мощность торфяной залежи 90—130 см. Почва перегнойно-торфяная низинного типа. Посев *Phleum pratense* проведен в 1974 г.

СП-7 осушена в 1965 г. гончарным дренажем через 12 м. Мощность торфяной залежи 30 см. Почва торфяно-глеевая низинного типа. В 1967 г. произведен посев *Phleum pratense*.

Экологические типы выделяли по приуроченности растений к определенным условиям местообитания (Раменский, 1938; Шенников, 1941; Раменский и др., 1956; Матвеева, 1967; Зайкова, 1971, 1980). Биоморфологические типы по строению корневых систем (подземных органов) и способности растений к вегетативному размножению и расселению, имеющие экологическое значение, выделяли по

Г. Н. Высоцкому (1915), В. Р. Вильямсу (1922), Л. И. Казакевичу (1928), В. И. Парфенову, Г. А. Ким (1976).

Соотношение эколого-биологических групп рассчитывали по суммарному весовому обилию видов в процентах от общего веса травостоя. Ботанический состав травостоя выделяли на участках площадью 100 м². Весовое соотношение отдельных видов и продуктивность агроценозов учитывали на площадках 0.25 м² в шести повторностях.

Результаты и обсуждение

На болотах Карелии колебания уровней почвенно-грунтовых вод (ПГВ) происходят в слое не более 20—40 см. Даже в сухие годы они редко опускаются ниже указанных величин. Осушительные мелиорации резко изменяют режим увлажнения торфяной залежи. Однако глубина стояния ПГВ изменяется в разные годы в зависимости от погодных условий. Так, в середине вегетационного периода в засушливые годы уровень стояния ПГВ находился на двух СП: СП-3 и СП-5 на глубине 141 см, на СП-4 — 86 см, СП-7 — 200 см, а во влажные годы — соответственно на глубине 99, 31 и 33 см (Нестеренко, 1979). На участках, имеющих атмосферное питание (СП-1,3,6,7), наблюдается устойчивое понижение уровня ПГВ. На тех участках сеяного луга, где нагорная сеть каналов не перехватывает полностью грунтовые воды, увлажнение выше (СП-4). На почвах с незначительной мощностью торфа (СП-7) влажность корнеобитаемого слоя в большей мере определяется характером распределения атмосферных осадков. Режим влажности сравниваемых участков также различен. На неосушенном болоте лишь в сухие годы самый верхний слой залежи освобождается от гравитационной влаги. На осушенных торфяниках в течение вегетационного периода влажность корнеобитаемого слоя существенно изменяется, нередко опускаясь ниже оптимальных величин.

На неосушенном болотном массиве преобладают растения оксилофильного ряда: сфагновые мхи, лишайники и кустарничек *Oxycoccus quadripetalus* (L.) Gilib., на долю которых приходится 72 % фитомассы. Это типичные представители местообитаний с обильным застойным увлажнением. Второе место принадлежит растениям гидрофильного ряда. Мезогидрооксилофиты составляют 18.7 % (*Carex rostrata* Stokes и гидрофильное разнотравье: *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L., *Epilobium palustre* L.). Из злаков в небольшом количестве присутствуют мезооксилофит *Agrostis canina* L., обладающий большой выносливостью к ухудшению водно-воздушного режима и минерального питания, а также *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. и *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb. — типичные оксиломезофиты, произрастающие в местах с застойным увлажнением.

Таким образом, фитоценоз неосушенного болота отличается разнообразием растений на экологическом уровне, что обусловлено наличием микрорельефа с разницей высоты в 10—12 см.

СП-1 отделена от неосушенного болота ограждающим мелиоративным каналом. На СП-1 экологический состав агроценоза резко меняется с развитием луга. Среди экологических групп во флоре слабоокультуренного луга второго года жизни преобладают типичные мезофиты — 83.3 % и эумезофиты — мезофиты с уклонением в сторону эуфилизации, т. е. богатства почвы (Зайкова, 1980) — 15.9 %, представленные в основном *Phleum pratense* и *Festuca pratensis*. В травостой начали внедряться мезооксилофиты и оксиломезофиты. На 4-й год жизни мезофиты составляли лишь 13.8 %, эумезофиты только 0.7 %, что указывает на ухудшение пищевого режима, так как питательные вещества, ежегодно отчуждаемые с урожаем, не восполняются. Внедрившиеся типичные оксиломезофиты стали преобладать в травостое (57.7 %). Мезооксилофиты (*Agrostis canina*, *Carex canescens* L.), отличающиеся еще большей выносливостью к ухудшению воздушного, водного и пищевого режима, составляют 27.7 %. На 10-й год жизни, в 1984 г., в травостое преобладают мезофиты с уклоном

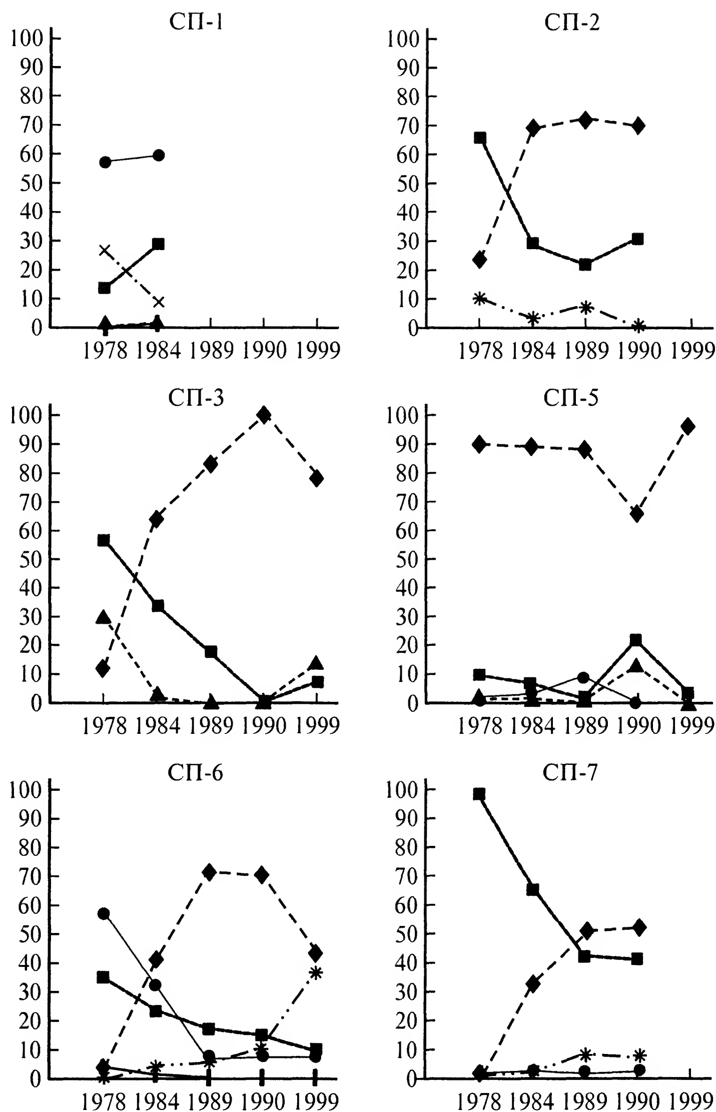


Рис. 1. Изменение состава экологических групп растений.

1 — эумезофиты; *2* — мезофиты с уклоном в сторону эвтрофности; *3* — мезофиты; *4* — мезооксилофиты; *5* — мезофиты с уклоном в сторону гидрофильности; *6* — мезофиты с уклоном в сторону оксилофильности; *7* — мезооксилофиты с уклоном в сторону гидрофильности. По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — экологические группы растений, % от массы.

в сторону оксилофильности (в основном *Deschampsia cespitosa*) и мезофиты, представленные *Phleum pratense* и разнотравьем (рис. 1). Жизненное состояние видов на этом участке довольно низкое, продуктивность травостоя составила лишь 26.9 ц/га.

За годы наблюдений резко изменился состав жизненных форм растений по типу корневой системы, что также связано с ухудшением почвенных условий как среды, в которой развиваются подземные органы (рис. 2). Появились и удерживаются в травостое растения с плотнодерновинным типом корневой системы, характеризующие регрессивную фазу луга и усиление анаэробиозиса. Удерживается и доля корневищно-рыхлодерновинных растений оксилофильной экологии (*Agrostis canina*). У этого вида меняется форма куста и корневищ в зависимости от экологических

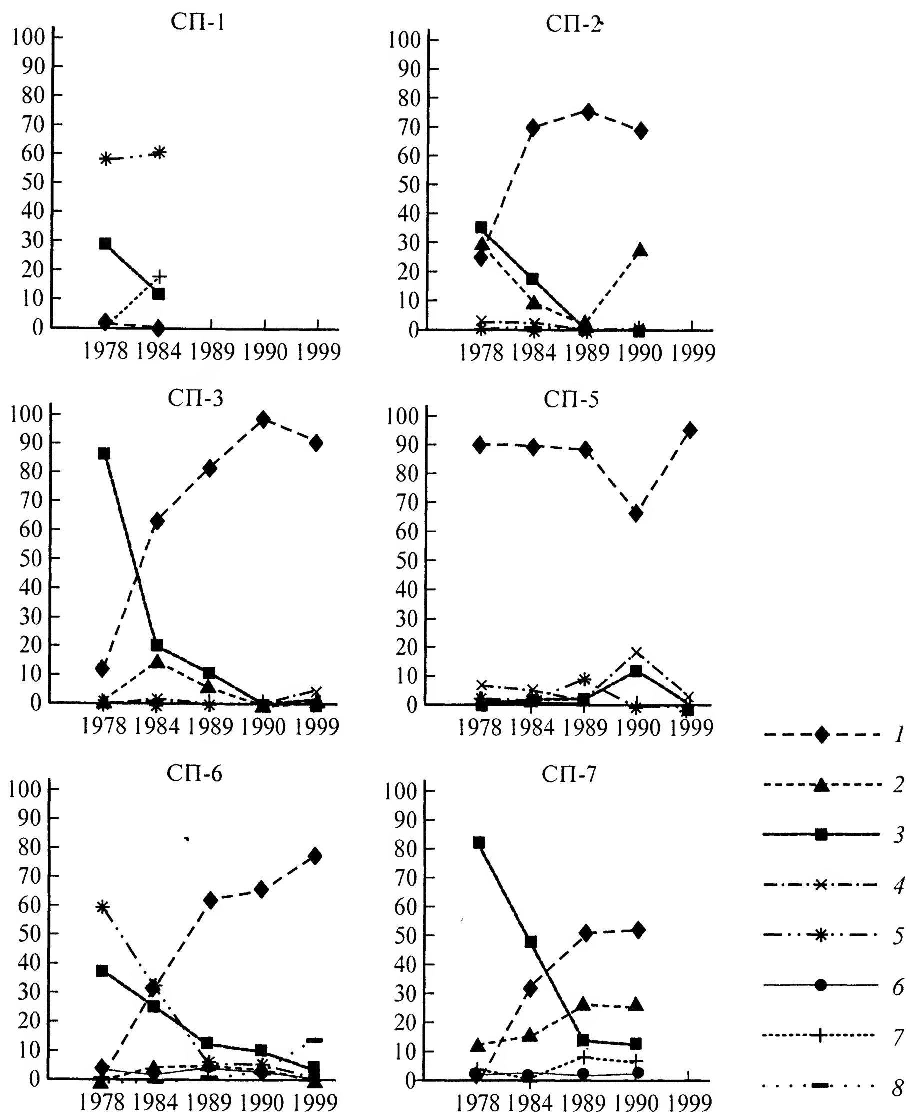


Рис. 2. Соотношение растений с различным типом корневой системы.

1 — длиннокорневищные растения; *2* — длинностержнекорневые; *3* — рыхлодерновинные; *4* — корневищно-рыхлодерновинные; *5* — плотнодерновинные; *6* — кистекорневые; *7* — короткокорневищные; *8* — короткостержнекорневые. По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — тип корневой системы, % от массы.

условий, на неудобряемой слабоокультуренной почве в разреженном травостое образуются плотные дерновины и развиваются вегетативные и удлиненные генеративные побеги. Ранее М. В. Чехониной (1957) также были выделены плотнокустовая и корневищная формы *Agrostis canina*. Уплотненные дерновины образуют *Deschampsia cespitosa* и появившаяся в травостое *Carex canescens*. Концентрация побегов, «уплотнение» их в кусты у травянистых многолетников — основной способ повышения их конкурентной мощности (Куркин, 1976). Дикорастущие злаки быстрее приспосабливаются к изменениям условий внешней среды, чем сеяные травы, которые обычно находятся под защитой человека, вне влияния сурового естественного отбора (Кан-Ихи Сахаи, 1964).

На 10-й год жизни в травостое преобладают плотнодерновинные виды (*Deschampsia cespitosa* и *Carex canescens*), *Agrostis canina* и кистекорневые виды (*Rumex acetosella* L., *Cerastium holosteoides* Fries, *Raphanus raphanistrum* L.).

На неудобряемом осушенном участке травостой становится низкорослым, до 40—50 см выс., а в горизонте 0—10 см концентрируется до 70—74 % всей надземной фитомассы.

На СП-2 самый старый посев многолетних трав. Поверхность площадки неровная с многочисленными небольшими понижениями. Это привело к расслоению травостоя, который приобрел диффузнопятнистое сложение. Пятна травостоя высотой до 30 см чередуются с куртинами до 110 см. Понижения зарастают *Agrostis canina* и *Rumex acetosella*. На 12-й год жизни в составе растительности преобладают мезофит *Phleum pratense* (89.6 %). *Festuca pratensis* встречается редко и рассеянно (2.8 %). В последующие годы доля *Phleum pratense* снизилась до 34 %, а *Festuca pratensis* почти полностью выпала. В травостой активно внедрился эумезофит *Elytrigia repens* (L.) Nevski (23.9 %). На 14-й год жизни в сырой и холодный 1977 г. резко возросло участие *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. (37.5 %) и *Ranunculus repens* L. (4.8 %). С увеличением возраста в травостое преобладают эумезофит *Elytrigia repens* и мезофильное разнотравье, основную массу которого составляет *Taraxacum officinale* (рис. 1). Однако, несмотря на то что в течение многих лет вносятся минеральные удобрения и соотношение экологических групп растений меняется сравнительно мало, состав биологических групп растений по типу корневой системы изменяется значительно. Так, если в 1978 г., на 15-й год жизни, преобладали рыхлодерновинные виды (в основном *Phleum pratense*) и в меньшей мере длиннокорневищные и длинностержнекорневые, то в 1984 г. (на 21-й год) в травостое преобладали длиннокорневищные виды. В дальнейшем наряду с длиннокорневищными, представленными *Elytrigia repens* и в незначительной степени *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert., в травостое увеличивается доля длинностержнекорневых видов, в основном *Taraxacum officinale* (рис. 2).

На СП-3, расположенной на хорошо дренированной окультуренной торфяной почве с ежегодным внесением полного минерального удобрения, мезофиты и эумезофиты устойчивы в сеяном травостое. С первых лет жизни луга внедряется эумезофит *Elytrigia repens*, что свидетельствует о благоприятном пищевом режиме и хорошей аэрации корнеобитаемого слоя почвы. За весь период наблюдений в течение 26 лет жизни ценоза экологический состав травостоя изменился мало. В то же время видовой состав существенно изменился. Из биологических групп, различающихся по типу корневой системы, в первые годы жизни преобладают рыхлодерновинные, начинают активно внедряться многолетние длиннокорневищные и длинностержнекорневые виды. С увеличением возраста травостоя на место рыхлодерновинного вида *Phleum pratense* внедрились длинностержнекорневой *Taraxacum officinale* и длиннокорневищный вид *Elytrigia repens*. Начиная с 16-го года жизни последний устойчиво доминирует в составе травостоя.

Наблюдения на СП-4, отличающейся от других СП гидрологическим режимом, проводились лишь в течение 5 лет. В сеяном систематически удобряемом травостое на недостаточно дренированной почве преобладают мезофиты и эумезофиты (*Phleum pratense* и *Festuca pratensis*), но доля их постепенно снижается (с 85.7 до 63.6 %) за счет внедрения гидромезофитов (*Ranunculus repens*) и оксиломезофитов с надземностелющимся и плотнодерновинным типами корневой системы. Появляются и кистекорневые виды (*Ranunculus acris* L. — 1.9 %). Обычно наличие надземностелющихся и кистекорневых растений в травостое характерно для лугов с влажными и сырыми почвами, с недостаточной аэрацией корнеобитаемого слоя (Лопатин, 1973). Такие виды трав не способны хорошо задернять почву. Наличие их указывает на режим, неблагоприятный для развития растений с глубокой корневой системой. Эти экобиоморфы обычно появляются в понижениях, образующихся в результате неравномерной осадки торфяной залежи или работы тяжелых сельскохозяйственных машин и орудий при повышенной влажности почвы. При разрушении дернины на свободных

участках поселяются терофиты (однолетние сорняки). Соотношение видов, формирующих агрофитоценоз на данном участке, с годами меняется. Участие *Phleum pratense* снижается с 85.7 до 61.0 %, а доля *Festuca pratensis* колеблется незначительно. Внедряются аборигенные виды *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis canina* и разнотравье.

СП-5 характеризуется сильным ожелезнением почвы, что оказывает существенное влияние на формирование травостоя этого участка. На 5-й год жизни травостой имеет куртинное сложение с господством мезофитов *Festuca pratensis* и *Urtica dioica* L. и эумезофита *Elytrigia repens*. Однако, несмотря на то что с первых лет происходит смена видового состава травостоя, при ежегодном удобрении мезофиты и эумезофиты остаются устойчивы в травостое в течение 29-летнего возраста. В отдельные годы наблюдается усиление роли такого мезофита с уклоном в сторону оксилофильности, как *Cirsium palustre* (L.) Scop.

Если в первые годы жизни в травостое преобладают рыхлодерновинные сеяные виды, то с увеличением возраста агроценоза увеличивается роль длиннокорневищных видов (*Galium palustre* L., *Sonchus arvensis* L., *Urtica dioica* с преобладанием *Elytrigia repens*). В отдельные годы увеличивается роль рыхлодерновинных (12.8 %) и корневищно-рыхлодерновинных (19.5 %, в основном *Poa pratensis* L.) видов.

На СП-6 — менее окультуренный типичный низинный торф мощностью 1.5 м. Экологический состав растений на этом участке отличается от других СП. В первые годы жизни в травостое преобладает сеяный мезофит *Phleum pratense*. Однако уже на 5-й год характерно внедрение в травостой видов с разной экологической направленностью, причем основную массу (57 %) составляют мезофиты с уклонением в сторону оксилофильности (*Deschampsia cespitosa*). С увеличением возраста травостоя усиливается роль эумезофитов, представленных *Elytrigia repens*, *Dactylis glomerata* L. и *Urtica dioica* (42 %), а также гидромезофитов (*Phalaroides arundinacea* и *Alopecurus pratensis* L. — 36.5 %).

Травостой на СП-7, расположенной на торфяно-глеевых почвах, отражает особенности местообитания. Из экологических групп преобладают мезофиты с рыхлодерновинной корневой системой, которые устойчиво держатся в травостое в течение 11 лет. Основу травостоя в этот период составляет *Phleum pratense*. В дальнейшем в течение 23 лет жизни в травостое преобладают мезофиты и эумезофиты, представленные в основном *Taraxacum officinale* (26.8 %) и *Elytrigia repens* (51.9 %). В отличие от других СП в травостое долгие годы преобладают рыхлодерновинные виды, на 11-й год они составляют 82.8 %, в этот период среди внедрившихся преобладают длинностержнекорневые виды (12.6 %). В дальнейшем в травостой внедряются длиннокорневищные и длинностержнекорневищные мезофиты и эумезофиты и длинностержнекорневые (более 10 %) виды трав, что указывает на хорошую дренированность почвы.

Несмотря на смену видового и эколого-биоморфологического состава травостоя, продуктивность стационарных площадок остается высокой в течение всего периода исследований. Это объясняется тем, что основой травостоя по-прежнему являются верховые злаки. В среднем за 1989—1990 гг. урожайность составила: на СП-2 — 79.0 ± 0.9; СП-3 — 69.6 ± 1.0; СП-5 — 62.6 ± 3.0; СП-6 — 70.9 ± 3.6; СП-7 — 71.1 ± 1.2 ц/га воздушно-сухой массы.

Выводы

1. На окультуренных участках длительное время преобладают рыхлодерновинные мезофильные растения. Появляются длиннокорневищные злаки и разнотравье, указывающие на улучшение аэрации почвы. Участие их в формировании травостоя увеличивается с возрастом сеяного луга.

2. На длительно окультуренных, ежегодно удобряемых участках продуктивность агроценозов остается сравнительно высокой в течение всего периода наблюдений.

3. Осушение и регулирование пищевого режима почвы способствуют развитию и сохранению в травостое высеянных рыхлодерновинных злаков и уменьшают внедрение плотнодерновинных злаков и влаголюбивых видов разнотравья с надземностелющимся типом корневой системы.

4. На слабо окультуренных и влажных участках дикорастущие виды быстрее приспосабливаются к изменениям условий среды, чем сеяные виды. Они отличаются большим разнообразием, однако в условиях бедности пищевого режима характеризуются низкой продуктивностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вильямс В. Р. Естественнонаучные основы луговодства, или луговедение. Собр. соч. Т. 4. М., 1922. 298 с.

Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. бюро по прикл. бот. 1915. № 10—11 (84). С. 1113—1436.

Елисеева Т. С., Козлов Л. Г. Экологический и биоморфологический состав травостоя луговых агроценозов на осушенных торфяных почвах // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами. Петрозаводск, 1981. С. 99—119.

Зайкова В. А. Луга юго-восточной части Кондопожского района в нижнем течении реки Суны // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 5—19.

Зайкова В. А. Динамика луговых сообществ. Л., 1980. 216 с.

Казакевич Л. И. Некоторые типы корневых систем растений Нижнего Поволжья (реферат) / Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л., 1928. С. 231—232.

Кан-Ихи Сакаи. Конкурентоспособность растений, ее наследственность и некоторые связанные с ней проблемы // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 309—330.

Козлов Л. Г. Долголетие сеяных лугов интенсивного пользования на торфяных почвах // Формирование луговых агроценозов на мелиорированных землях. Петрозаводск, 1984. С. 15—29.

Козлов Л. Г., Михкиев А. И., Синькевич Е. И. Луговые агроценозы на мелиорированных землях. Л., 1982. 180 с.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Лопатин В. Д. Определение относительной конкурентоспособности растений и ее изменение на сеяных лугах под влиянием удобрений // Бот. журн. Т. 58. 1973. № 3. С. 841—847.

Матвеева Е. П. Луга советской Прибалтики. Л., 1967. 335 с.

Нестеренко И. М. Мелиорация земель Европейского Севера СССР. Л., 1979. 360 с.

Парфенов В. И., Ким Г. А. Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья. Минск, 1976. 183 с.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 511 с.

Чехонина М. В. Основные типы луговых растений южных районов Карельской АССР // Уч. зап. Петрозаводского ун-та. Биол. науки. 1957. Т. 8. Вып. 3. С. 3—24.

Bauer U. Leistungsdauer von Saatgrasbeständen auf Niedermoor // Feldwirtschaft. 1978. Vol. 19. N 3. S. 114—116.

SUMMARY

The life-form composition of meadow agrophytocoenoses on drained peat soil of the Southern Karelia and its changes under different ecological conditions were studied. Loose-caespitose mesophilous plants are found to dominate in long-cultivated sites. Long-rooted and long-rhizomatous species appear to grow later, their share increasing with the meadow age. Application of complete mineral fertilizers changes the species composition, but mesophytes stay predominant and the agrocoenose productivity remains high for a long time.

УДК 581.526.53 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© Т. И. Казанцева,[1] Н. И. Бобровская,[2]
А. И. Пащенко,[3] В. В. Тищенко [4]

ТРАНСФОРМАЦИЯ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЗОНЕ КОНТАКТА С ЛЕСНЫМИ НАСАЖДЕНИЯМИ (КАМЕННАЯ СТЕПЬ, ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

T. I. KAZANSEVA, N. I. BOBROVSKAJA, A. I. PASHCHENKO, V. V. TISHCHENKO. TRANSFORMATION OF STEPPE VEGETATION IN THE ZONE OF CONTACT WITH A FOREST STAND (KAMENNAYA STEP', VORONEZH REGION)

[1,2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[3,4] НИИСХ ЦЧП им. В. В. Докучаева
Поступила 12.09.2001
Окончательный вариант получен 21.02.2002

Рассматривается специфика восстановления растительности луговых степей Центрального Черноземья (Каменная степь, Воронежская обл.) после удаления деревьев и кустарников, которые появились на залежи, находившейся 65 лет в режиме абсолютного заповедания. Выявлены основные этапы процесса демутации. Для каждого этапа дана характеристика растительности и определена длительность этого процесса в целом.
Ключевые слова: степи, динамика растительности, продуктивность, Каменная степь.

По ряду причин, обусловленных действием как природных, так и антропогенных факторов, степи, особенно на европейской части России, оказались на грани исчезновения. Давно пришло осознание необходимости сохранить и восстановить до близкого к естественному состоянию те небольшие фрагменты степей, которые остались преимущественно по степным балкам, неудобьям, на охраняемых или ранее «закрытых» территориях. Для осуществления этого необходимо оценить характер действия факторов, вызывающих трансформацию растительного покрова и прежде всего тех, которым до сих пор не уделялось достаточно серьезного внимания, а они иногда неузнаваемо меняют облик степных территорий. Речь идет о влиянии лесополос на участки степей, находящиеся с ними в контакте.

Положительное воздействие искусственных лесонасаждений (например, климатоулучшающее и противоэрозионное) к настоящему времени проявилось достаточно хорошо (Каменная.., 1992). Наряду с положительным лесополосы оказывают и негативное влияние, причем в первую очередь на естественную степную растительность. Уже в 1920-х годах А. И. Мальцев (1922—1923), а за ним и ряд других исследователей обратили внимание на возможность серьезных изменений в составе и структуре травостоя степей, расположенных вблизи лесонасаждений. Следствием векового эксперимента по защитному лесоразведению в Каменной степи стал прогрессирующий подъем уровня грунтовых вод (с 6—10 до 3—5 м) (Мильков, 1992). Нам удалось принять участие в эксперименте, начавшемся в 1912 г. на территории Каменной степи (Воронежская обл., Таловский р-н), расположенной на землях НИИ сельского хозяйства Центрально-Черноземной полосы (НИИСХ ЦЧП) им. В. В. Докучаева. Именно здесь состоялись первые опыты, проводимые под руководством В. В. Докучаева по разработке системы агролесомероприятий, необходимых для борьбы с засухой, достаточно часто поражающей эти плодороднейшие земли России. Здесь же появились первые лесополосы, являющиеся основной составляющей этих мероприятий.

Территория Каменной степи находится на границе Окско-Донской низменности и Калачской возвышенности и, согласно физико-географическому районированию, относится к Калачскому овражно-балочному южнолесостепному району лесостепной провинции Среднерусской возвышенности (Физико-географическое..., 1961).

Для степной зоны характерна континентальность климата, по-разному проявляющаяся в различных подзональных и секториальных вариантах степей. В Каменной степи количество осадков составляет в среднем 458 мм в год. Анализ данных за

последние 50 лет показал, что осадки выпадают здесь преимущественно в летний и осенний периоды (60 % от годовой суммы), 40 % — приходится на зиму и весну. Характерно, что периоды увлажнения в степи (даже луговой) часто сменяются засухой, иногда затяжной.

Среднегодовые температуры здесь положительны и составляют +6 °С, амплитуда годовых температур (разница между максимальными и минимальными для Каменной степи величинами) превышает 80 °С. Расчеты трендов температур показали, что с начала прошлого века они выросли на 1.4 °С (при 95 %-м уровне значимости), причем основное увеличение пришлось на весенние (март—май на 2.5 °С) и зимние (декабрь на 2.2 °С) месяцы. В последние десятилетия (с начала 1950-х по конец 1990-х годов) произошло увеличение количества осадков — положительный тренд составляет 83 мм, т. е. 18 % от суммы осадков за год. За этот период статистически значимого повышения температур не произошло. За последние 20 лет (с 1977 по 1997 г.) количество осадков по сравнению со среднемноголетней выросло на 11 %.

Преобладающим типом почв на территории Каменной степи являются обычные черноземы, а по верховьям оврагов изредка встречаются участки солонцов. Черноземы здесь среднемощные и среднегумусные — содержание гумуса в пахотном горизонте варьирует от 6.7 до 8.2 %, чаще всего эти почвы легкосуглинистые (Ахтырцев, 1992).

Согласно ботанико-географическому районированию, в Каменной степи распространены луговые степи, которые относят к Среднерусской лесостепной подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции (Лавренко и др., 1991). Считается, что здесь, как и на окружающих территориях, до начала массовой распашки находились разнотравно-луговые или ковыльно-разнотравные степи, которые чередовались с дубравами и зарослями осины (Камышев, 1953). Однако в период, когда были начаты посадки лесополос, описаний естественной растительности не было сделано. В. В. Алехин (1934) считал, что дубравы характерны преимущественно для западной части Центрального Черноземья, для восточной, достаточно выровненной, территории более типичными были осиновые колки. На землях, принадлежащих НИИСХ ЦЧП им. В. В. Докучаева, существует несколько микрозаповедников, основу которых составляют старозалежные участки косимых и некосимых луговых степей. Участки целинных степей, используемые как сенокосы и пастбища, встречаются на вершинах и склонах балок и некоторых неудобьях.

Процессами зарастания залежей после распашки начали интересоваться еще с конца XIX в. Первые сводки о восстановлении степной растительности были сделаны Г. И. Танфильевым (1898). Позднее были опубликованы работы Г. Н. Высоцкого (1922—1923), А. И. Мальцева (1922—1923), Н. А. Аврорина (1934), Е. М. Лавренко (1940), Семеновой-Тян-Шанской (1953) и многих других исследователей, однако самую первую обобщающую сводку зацелинивания залежей сделал еще в 1918 г. К. М. Залесский. Им выделены следующие стадии восстановления степной растительности на месте залежей: 1) стадия полевых сорняков; 2) корневищных растений; 3) дерновинных (кустовых злаков); 4) вторичной целины.

На территории Центрального Черноземья наиболее длительные исследования по динамике растительности и выявлению оптимальных способов восстановления и сохранения луговых степей проводились в Центрально-Черноземном заповеднике им. В. В. Алехина (Курская обл.). Здесь достаточно широко, как и в Каменной степи, представлены злаково-разнотравные луговые степи. Еще В. В. Алехин (1934), один из первых исследователей степей Черноземья, отмечал особое видовое богатство растительности Стрелецкой степи (в среднем на 1 м^2 насчитывалось до 67 видов). Позднее работавшие там исследователи (Афанасьева, Голубев, 1962) выявили, что на некоторых участках разнотравно-ковыльных степей число видов на 1 м^2 достигало 80, а в разнотравных — 84 видов.

По данным А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1960, 1966), надземная фитомасса злаково-разнотравных сообществ (косимая целинная степь) достаточно сильно варьирует по годам — от 11 до 39 ц/га.

Объекты и методы наблюдений

Исследования проводились на степных залежах, являющихся бесспорно историческим наследием. На залежи 1908 г., находящейся в контакте с лесополосами, заложенными еще В. В. Докучаевым, в 1912 г. был установлен режим абсолютного заповедания. Это привело к тому, что к началу 1970-х годов более 60 % ее площади было занято зарослями деревьев и кустарников (Пащенко, 1992). В 1977 и 1979 гг. на одной половине участка они были вырублены, а на второй — сохранен режим абсолютного заповедания. Удаление деревьев и кустарников проводилось двумя способами. В 1977 г. была проведена сплошная вырубка, а в 1979 г. — кулисная, и с тех пор на этих экспериментальных участках введен режим ежегодного сенокошения (Тищенко, 1981).

Характер современной растительности, ее динамика на протяжении 20 лет после удаления деревьев и кустарников и явились объектом изучения. В течение этого времени на двух постоянных пробных площадках (10×10 м) проводились геоботанические описания. На каждой из пробных площадей закладывалось по 10 площадок (по 1 м^2) для определения проективного покрытия и по 8 площадок (0.25 м^2) для учета продуктивности. Для выявления динамики растительности нами использованы как видовой состав сообществ, так и состав эколого-фитоценотических групп, проективное покрытие и продуктивность. Наблюдения проводились в период максимального развития травостоя (конец июня—первая половина июля), расчет надземной массы сделан на воздушно-сухой вес. Выполнен корреляционный анализ зависимости величины продукции от количества осадков за год и по сезонам. На основе наших, архивных и литературных, данных была предпринята попытка выявить характер направленности, основные стадии и скорость сукцессионных смен растительности той части экспериментального участка, где деревья и кустарники, пришедшие сюда из лесополос, были полностью удалены.

Результаты и обсуждение

Трансформация растительности за период восстановления после вырубки деревьев и кустарников оценивалась нами преимущественно по изменениям в составе, структуре и продуктивности растительности экспериментального участка степной залежи 1908 г. Следует отметить, что в разное время К. Н. Владимиров (1914), Н. А. Аврорин (1934), Н. С. Камышев (1953) делали подробные описания залежи, что позволило получить достаточно четкое представление о характере изменений растительности на протяжении 65 лет.

Первые описания этой залежи были сделаны спустя 5 лет после введения режима абсолютного заповедания (Владимиров, 1914). В этот период на площади 100 м^2 насчитывалось 40 видов, а в целом на территории участка — 53. В растительном покрове преобладал злак *Elytrigia repens*,[1] второе место после пырея занимало разнотравье. Узколистных дерновинных злаков было немного, среди них — *Stipa capillata*. Было отмечено участие типичных степных кустарников — *Amygdalus nana* и *Chamaecytisus ruthenicus*. Геоботанические описания, сделанные в 1920-х годах (Мальцев, 1922—1923), выявили различия в характере растительного покрова в западной и восточной части этой залежи. В западной — преимущественное распространение имели бобовые, а в восточной — злаки *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Festuca rupicola*, *Phleum pratense*. На всей территории микрозаповедника, особенно в его западной части, было обильно развито высокорослое разнотравье: *Cirsium arvense*, *Centaurea scabiosa*, *Verbascum orientale* и др.

Спустя 19 лет после введения режима абсолютного заповедания (Аврорин, 1934) уже почти 10 % площади занимали широколистные и корневищные злаки (*Bromopsis*

[1] Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995).

inermis, *Elytrigia repens*), 2—3 % — узколистные дерновинные и рыхлодерновинные злаки, среди которых преобладал *Poa angustifolia*, образуя небольшие пятна. Были широко представлены виды сем. *Fabaceae*, занимающие в это время не меньше 35 % площади (*Lathyrus tuberosus*, *Medicago falcata*, *Vicia tenuifolia* и др.). Около 40 % площади залежи было занято другими видами разнотравья, а среди них преобладал *Galium verum*, в растительном покрове по-прежнему присутствовали степные кустарники — *Amygdalus nana* и *Chamaecytisus ruthenicus*.

В условиях абсолютной заповедности через 39 лет в растительном покрове было отмечено появление 12 видов деревьев и кустарников (Камышев, 1956), причем *Rhamnus cathartica*, *Acer negundo*, *Crataegus curvisepala* оказались довольно многочисленны. В этот период деревья и кустарники распределялись по площади в основном диффузно, и лишь редкие из них образовывали небольшие группы. По наблюдениям Н. С. Камышева, за период с 1927 по 1947 г. в травяном ярусе сократились площади, занимаемые бобовыми, и увеличилось присутствие таких злаков, как *Calamagrostis epigeios*, видов родов *Stipa* и *Festuca*. С его точки зрения, типчаковые и ковыльные группировки вытеснили такой сорняк, как *Sonchus arvensis*, который ранее был достаточно обилен, а также эвримезофильный злак *Bromopsis inermis* и некоторые виды бобовых. Кроме того, увеличились площади, занимаемые *Amygdalus nana*.

В 1972 г. было проведено сплошное картирование, которое показало, что к этому времени деревья и кустарники, расположенные смешанными или чистыми зарослями, группами или одиночно, стали занимать уже 63 % площади залежи. Количество их видов увеличилось до 23 (Пащенко, 1974). Появились новые виды — *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium* и др. Помимо деревьев и кустарников, проникших сюда из лесополос, по-прежнему встречались и типично степные кустарники — *Amygdalus nana* и *Chamaecytisus ruthenicus*, причем доминирующее положение принадлежало первому.

К этому времени увеличилась пестрота травяного покрова, в котором можно выделить несколько растительных группировок. В одной из них, где число видов на 1 м² составляло в среднем 6, на 100 м² — 18, а надземная масса — 29.9 ц/га, преобладали *Bromopsis inermis* и *Bunias orientalis*. Отчетливо выделялась и группировка с преобладанием *Stipa pennata*, существенная роль в которой принадлежала *Vicia tenuifolia* и другим видам разнотравья. В этой группировке видовая насыщенность была выше и на 1 м² составляла 14, на 100 м² — 37 видов, а величина массы — 42.7 ц/га. Была хорошо выражена еще одна микрогруппировка, где доминировали *Galium verum* и *Origanum vulgare*. В ней количество видов на 1 м² достигало 13, на 100 м² — 35 видов, а надземная фитомасса составляла 38.4 ц/га.

Наблюдения за динамикой растительного покрова этой залежи показали, что к 1972—1973 гг. здесь произошли существенные изменения. Во-первых, к этому времени более 60 % площади оказалось занято деревьями и кустарниками, пришедшими сюда преимущественно из лесополос. Во-вторых, произошли достаточно существенные изменения и в травяном покрове. Так, практически исчезли сорные одно-двулетние виды — *Arabis gerardii*, *Artemisia scoparia*, *Bartsia alpina*, *Melilotus officinalis*, а также и многолетние — *Carduus hamulosus*, *Crambe tataria*, *Dracocephalum thymiflorum*, *Euphorbia volgensis*, *Silene oreina*, *Tripleurospermum perforatum*. С другой стороны, за время действия режима абсолютного заповедания появилось 38 видов — *Elytrigia repens*, *Melica altissima*, *M. transsilvanica*, *Phleum phleoides*, *Stipa pennata*, *Trifolium fontanum*, *Vicia tenuifolia*, *Agrimonia eupatoria*, *Artemisia pontica*, *Aster amellus*, *Atriplex patula*, *Bunias orientalis*, *Bupleurum falcatum* и др. К 1972 г. площадь, занимаемая злаками, составила 16.5 %, а разнотравьем — 19.7 %.

В 1977 г. на части заповедного участка были вырублены деревья и кустарники, занимавшие 75 % площади, и принят режим ежегодного сенокошения. Изменения коснулись и травянистой растительности — почти в 2 раза по сравнению с 1972 г. сократились площади, занимаемые злаками.

При режиме абсолютного заповедания открытых степных участков, не находящихся в контакте с массивами деревьев и кустарников, повсеместно образуется так

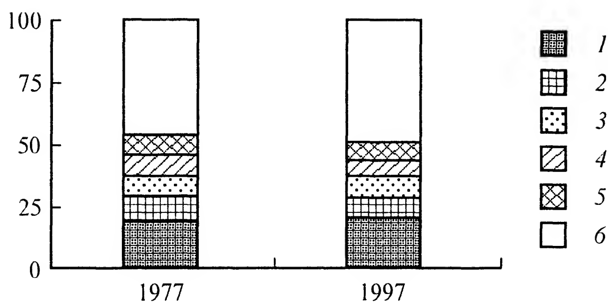


Рис. 1. Распределение видов по основным семействам в злаково-богаторазнотравном с кустарниками сообществе.

1 — *Asteraceae*, *2* — *Poaceae*, *3* — *Fabaceae*, *4* — *Lamiaceae*, *5* — *Scrophulariaceae*, *6* — остальные семейства. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — число видов (% от общего числа).

называемый «степной войлок» — слой отмерших остатков растений. Именно формирование этого слоя постепенно увеличивающейся мощности и отрицательно влияющего на состав и структуру растительности заповедных территорий и является основной причиной того, что уже давно отказались от применения режима абсолютной заповедности.

Наблюдения, проводимые в течение последних 20 лет (с 1977 по 1997 г.) после удаления деревьев и кустарников, позволили оценить динамику восстановления растительного покрова по нескольким параметрам.

Так, анализ видового состава экспериментального участка показал, что самым представительным по количеству видов и на первых этапах после вырубки (1977—1979 гг.), и в настоящее время (1997 г.) является сем. *Asteraceae*. Второе место занимали и сейчас занимают виды сем. *Poaceae*. Третье место принадлежит сем. *Fabaceae*. В составе травостоя достаточно заметна роль представителей еще двух семейств — *Lamiaceae* и *Scrophulariaceae*. К 1997 г. число видов сем. *Scrophulariaceae* несколько возросло по сравнению с 1977 г., а в сем *Lamiaceae* сократилось. Тем не менее и в 1977, и в 1997 гг. представители этих 5 семейств составляли чуть более половины от общего количества видов, отмеченных в составе травостоя (рис. 1). Во флоре европейской части России и в целом по стране первое место занимают сложноцветные, а далее злаки и бобовые (Кирпичников, 1967). Видовое богатство внутри каждого семейства, естественно, меняется в зависимости от природно-климатических условий. Несколько необычно сравнительно высокое 5-е место сем. *Scrophulariaceae*, максимальное относительное обилие видов которого, согласно Л. И. Малышеву (1972), отмечается в северных районах европейской части России. Всего за период наблюдений на экспериментальном участке Каменной степи было выявлено 117 видов, принадлежащих к 31 семейству.

На протяжении 20 лет после вырубки число видов на единицу площади постепенно изменялось. Первые 5 лет после удаления деревьев и кустарников в травостое шло прогрессивное увеличение количества видов. И если в 1977 г. в среднем на 1 м^2 насчитывалось 7, то после 1981 г. их число составляло уже 17—19 видов (в зависимости от погодных условий конкретного года наблюдений). Та же закономерность прослеживалась и на площадках в 100 м^2 — 32 в 1977 г. и 47—57 видов после 1981 г. (рис. 2). Судя по величине коэффициента общности Жаккара на следующий год после вырубки видовой состав сообществ сменился практически наполовину (k = 50 %), к 1984 г. по сравнению с 1977 г. эти изменения продолжились, но их темп снизился (k = 39 %). В 1997 г. сходство в видовом составе с 1977 г. было совсем небольшим (k =22 %).

За 20 лет изменилось и соотношение основных эколого-фитоценотических групп. Если в 1977 г. преобладали луговые и степнолуговые виды (55 %), то в 1997 г. их участие снизилось до 36 % (рис. 3). В 1997 г. в травостое были уже достаточно широко представлены степные и луговостепные растения (43 %): злаки — *Stipa*

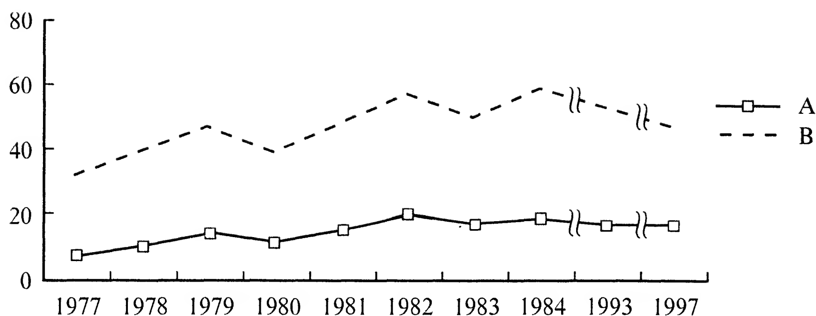


Рис. 2. Динамика видовой насыщенности.

Площадь (м^2): А — 1, В — 100. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — число видов.

pennata, *Festuca rupicola*, многолетнее разнотравье — *Adonis volgensis*, *Fragaria viridis*, *Phlomoides tuberosa*, *Stachys recta*, *Salvia stepposa*, *Euphorbia leptocaula*, *Veronica spicata*, двулетники — *Falcaria vulgaris*, *Tragopogon orientale* и др. В первый год после удаления деревьев и кустарников эти растения составляли не более 18 %, а некоторые из них встречались единично. К настоящему времени из растительного покрова выпали или резко сократили участие длиннокорневищные и корнеотпрысковые виды — *Melica altissima*, *Cirsium arvensis*, *Carduus crispus*, *C. acanthoides* и др. К 1997 г. участие в травяном покрове луговолесных видов несколько увеличилось и составляло около 12 %, а обилие сорных растений сократилось почти вдвое (рис. 3).

Произошли изменения и в структуре сообществ. Если общее проективное покрытие видов в 1977 г. составляло 100 %, то к 1997 г. оно было чуть больше 70 %. При характеристике динамики растительного покрова рассмотрены также данные и по проективному покрытию 20 основных видов, определяющих структуру и величину надземной фитомассы травостоя (см. таблицу). В 1977 г. в составе травостоя преобладали длиннокорневищный злак *Melica altissima* и сорные двулетние виды *Carduus crispus* и *Lactuca serriola*, достигавшие высоты 100—205 см. Проективное покрытие этих 3 видов составляло почти 77 %, они же давали практически 100 % фитомассы, почти половину продукции накапливали виды рода *Melica*. В первые 2 года фитомасса была максимальной за весь период 20-летних наблюдений и составляла 63.1 (1977 г.) и 73.9 (1978 г.) ц/га. До 1980 г. в составе травостоя продолжали доминировать и накапливать основную продукцию те же виды, за исключением *Lactuca serriola*, который практически выпал из состава травостоя.

К началу 1980-х годов в растительном покрове роль многолетних длиннокорневищных видов разнотравья *Origanum vulgare*, *Cirsium arvense* и *Convolvulus arvensis*

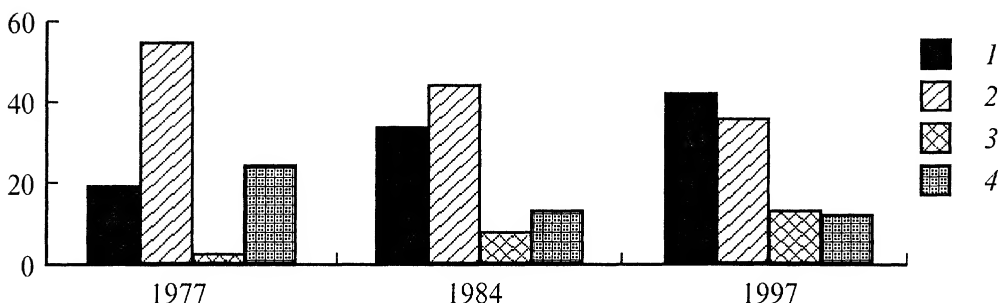


Рис. 3. Участие по проективному покрытию эколого-фитоценотических групп в злаково-богаторазнотравном с кустарниками сообществе.

1 — степные и луговостепные виды, *2* — луговые и степнолуговые, *3* — лесолуговые и луговолесные, *4* — сорные. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — проективное покрытие, %.

Проективное покрытие основных видов в злаково-богаторазнотравном с кустарниками сообществе, %

Виды	Годы									
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1993	1997
Деревья										
Acer tataricum	2.0	1.3	1.2	1.8	3.5	0.8	5.1	3.2	0.7	1.4
Ulmus minor	3.6	1.0	1.5	0.6	2.0	0.7	1.2	2.0	1.5	0.7
Кустарники										
Amygdalus nana	1.0	4.0	4.6	8.9	5.3	4.5	2.6	4.0	4.2	0.4
Многолетние травы										
Злаки										
Bromopsis inermis	0.3	0.1	0	0	0	0.1	0.5	0	0	1.7
Elytrigia repens	0	0.5	1.6	5.5	7.1	6.1	5.3	0.7	5.6	2.6
Festuca rupicola	0	0	0	0	0	0.2	0	0.3	0.3	2.3
Melica altissima	32.0	35.6	33.8	28.0	1.1	15.2	16.3	12.3	4.1	0
M. transsilvanica	3.1	0.6	2.1	5.1	31.1	10.6	28.3	10.0	0.3	0.3
Poa angustifolia	0	0	0	0.2	0.1	0.1	1.6	0.7	1.7	5.6
Stipa pennata	0.1	0	0	0	0	0.1	0	0.3	3.0	7.2
Разнотравье										
Achillea millefolium	0.1	0.1	1.1	1.7	6.3	10.7	7.4	14.7	11.4	7.5
Galium verum	0.3	0.4	0.9	0.6	4.0	3.5	3.4	3.9	6.3	10.8
Cirsium arvense	0.4	1.7	6.2	4.7	4.3	1.8	2.5	1.7	6.2	0.3
Convolvulus arvense	6.3	1.5	7.4	8.5	14.3	13.8	4.0	4.3	7.8	1.8
Origanum vulgare	0.1	0.1	0.3	1.4	4.0	9.3	9.4	8.3	0.8	0.9
Vicia tenuifolia	0	0.4	0.3	1.0	0.4	1.2	0.4	2.9	14.1	26.2
Двулетние травы										
Carduus acanthoides	3.2	3.6	0	0	0	0	0.3	0.3	0	0.7
C. crispus	23.7	12.8	11.5	17.7	2.4	6.8	1.6	0.8	1.7	0.3
Lactuca serriola	21.0	29.1	1.2	0.6	0.1	2.1	0.7	0.1	0	0.3
Melandrium album	2.8	0.8	2.8	1.8	3.7	1.0	0.1	0.5	2.3	0.1
Другие виды										
—	0	6.4	23.5	11.9	10.3	11.4	9.3	20.0	28.0	28.8

увеличилась, а двулетних видов — постепенно снижалась. Заметно возросло присутствие длиннокорневищного злака *Elytrigia repens*. Стала меньше, чем в 1977 г., величина надземной массы, которая составляла 42.5 в 1979 г. и 50.7 ц/га — в 1980 г.

В период с 1981 по 1984 г. происходит постепенное замещение длиннокорневищного лугового злака *Melica altissima* рыхлодерновинным степным *M. transsilvanica*. В это же время в составе травостоя возрастает роль длиннокорневищного злака *Elytrigia repens* и рыхлодерновинного *Poa angustifolia*, а также многолетнего разнотравья (*Achillea millefolium*, *Vicia tenuifolia*, *Origanum vulgare*). Именно эти виды накапливают основную продукцию. Присутствуют в травостое и типично степные виды — *Stipa pennata* и *Festuca rupicola*, но их проективное покрытие и продукция не превышают 0.1—0.2%. Величина всей надземной массы варьирует от 27.6 до 50.7 ц/га.

К 1993 г. по сравнению с 1977 г. резко сократилось обилие видов рода *Melica* (*M. altissima* почти в 8 и *M. transsilvanica* в 10 раз). Следует особо отметить возросшую роль *Poa angustifolia* и *Stipa pennata*. Среди разнотравья начинают

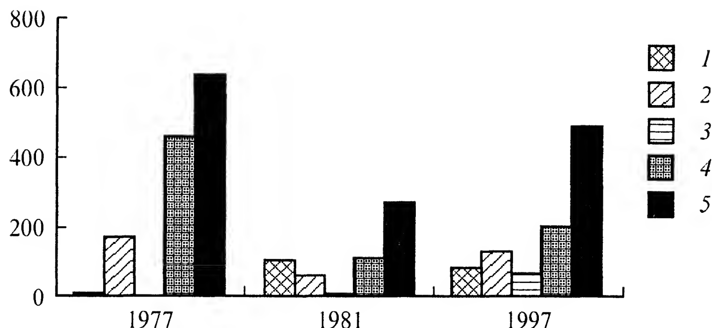


Рис. 4. Погодичная динамика надземной фитомассы в злаково-богаторазнотравном с кустарниками сообществе.

1 — кустарники, *2* — злаки, *3* — бобовые, *4* — разнотравье, *5* — вся фитомасса. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — надземная фитомасса (возд.-сух. вес), г/м^2.

преобладать *Vicia tenuifolia*, *Achillea millefolium* и *Galium verum*, а участие сорных одно-, двулетних видов в составе травостоя к этому времени резко снизилось.

В настоящее время, т. е. через 20 лет после удаления деревьев и кустарников и введения режима ежегодного сенокошения, по проективному покрытию в травостое стали преобладать многолетние травы, из которых доминирует *Vicia tenuifolia*, широко представлены *Galium verum* и *Achillea millefolium*. За период наблюдений доля злаков в проективном покрытии постепенно снижалась с 36 (1977 г.) до 20 % (1997 г.). Среди них как по проективному покрытию, так и по массе теперь лидирующее положение стали занимать луговостепные и степные злаки, прежде всего плотнодерновинный *Stipa pennata* (7.2 %). Увеличилось обилие и других видов (*Poa angustifolia*, *Festuca rupicola*, *Bromopsis inermis*), но снизилось — *Elytrigia repens*. Продолжала сокращаться доля сорных двулетних видов (более чем в 40 раз по сравнению с 1977 г.). Вся надземная масса травостоя составила в 1997 г. почти 50 ц/га, причем ее бóльшая часть приходится на многолетние травы. Злаки накапливали почти треть всей продукции, достаточно велико также и участие бобовых, особенно *Vicia tenuifolia* (рис. 4).

На территории экспериментального участка каждый год появляются поросль и всходы деревьев и кустарников. Что касается величины образуемой ими фитомассы, то в ее погодичной динамике какой-либо закономерности не выявлено: в отдельные годы их продукция составляла 37 %, в другие — лишь 1 % от общей надземной массы.

Таким образом, сравнительный анализ данных по проективному покрытию и надземной массе растительности экспериментального участка позволил выявить основные стадии восстановления вторичной целины.

На первой стадии, в течение 2—3 лет (1977—1979 гг.) после удаления деревьев и кустарников, активно развивалась сорная растительность, в это время роль длиннокорневищных злаков была достаточно заметна, а участие других многолетних видов — незначительно.

Вторая стадия вторичной сукцессии длилась приблизительно 5 лет (1980—1984 гг.). В этот период в составе травостоя по проективному покрытию и надземной массе доминировали длиннокорневищные и корнеотпрысковые многолетние виды: из злаков — *Melica transsilvanica*, *M. altissima*, *Elytrigia repens*; из разнотравья — *Origanum vulgare*, *Convolvulus arvensis* и др. Количество сорных однолетних и двулетних видов резко сократилось. Несмотря на то что на второй стадии появились новые виды злаков, их общее проективное покрытие осталось практически неизменным. Наблюдается и некоторое увеличение луговостепных растений, хотя по-прежнему в травостое доминировали луговые виды.

На третьей стадии восстановления (1984—1997 гг.) в составе травостоя по проективному покрытию и величине накапливаемой фитомассы преобладает многолетнее разнотравье. Из них доминируют *Vicia tenuifolia*, *Galium verum*, *Achillea millefolium*. Имеют

невысокое проективное покрытие, но встречаются довольно часто *Adonis wolgensis*, *Plantago stepposa*, *Campanula glomerata*, *C. bononiensis*, *Seseli libanotis* и др. Среди злаков возросло число луговостепных и степных видов (*Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Festuca rupicola*). К 1997 г. виды рода *Melica*, преобладающие среди злаков до 1984 г., практически выпали из состава травостоя, их доля в проективном покрытии не превышала 1 %. Несмотря на то что в 1977 г. были удалены деревья и кустарники, в растительном покрове экспериментального участка каждый год отмечается наличие поросли и всходов *Acer tataricum*, *Ulmus minor*, *Crataegus curvisepala* и др., пришедших сюда из лесополос, а также степного кустарника *Amygdalus nana*. Все они оказались достаточно устойчивыми к сенокошению. Их проективное покрытие варьирует в зависимости от условий конкретного года наблюдений от 4 до 14 %.

Корреляционный анализ показал, что в динамике надземной фитомассы не прослеживается четкой зависимости величины продукции от количества осадков за год ($r = 0.27$). Если рассматривать связь продуктивности и осадков по сезонам года, то можно говорить о том, что на продуктивность луговых степей Центрального Черноземья больше сказываются зимние ($r = 0.44$) и весенние ($r = 0.43$) осадки. Следует также отметить, что экспериментальный участок отличается бо́льшими запасами фитомассы, чем косимые степные залежи, расположенные вблизи от него (Казанцева, Бобровская, 1997).

Таким образом, многолетние исследования динамики растительности залежи, расположенной в контакте с лесозащитными полосами, показали, что при абсолютно заповедном режиме происходит ее быстрое зарастание деревьями и кустарниками. Этот режим продолжался 65 лет, а в конце 1970-х годов деревья и кустарники были удалены. Восстановление степной растительности после удаления деревьев и кустарников проходит несколько сукцессионных стадий.

1. Стадия сорной растительности. В травостое присутствуют луговые виды, встречаются степные кустарники. Продолжительность 2—3 года.

2. Стадия длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений. Доминируют виды рода *Melica*. Присутствуют типично степные кустарники (*Amygdalus nana*, *Chamaecytisus ruthenica*). Продолжительность 5 лет.

3. Стадия дерновинных злаков (*Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Festuca rupicola*) и степнолугового и луговостепного разнотравья (*Adonis wolgensis*, *Phlomoides tuberosa*, *Tragopogon orientale*, *Salvia stepposa*, *Stachys recta*, *Veronica spicata* и др.). Присутствуют типично степные кустарники. Продолжительность этой стадии 13—15 лет.

В результате сукцессионных смен сформировалось полидоминантное злаково-богаторазнотравное с кустарниками сообщество (Amygdalus nana – Vicia tenuifolia + Galium verum + Achillea millefolium + Stipa pennata + Poa angustifolia + Festuca rupicola).

Исследования показали, что на восстановление растительности луговых степей, расположенных вблизи лесополос, затрачивается больше времени, чем на открытых пространствах.

По характеру растительного покрова залежь, на которой проводились наблюдения, в настоящее время близка к луговым степям, типичным для Центрального Черноземья.

Для сохранения степной растительности требуется применение тех или иных режимов использования. На открытых пространствах это необходимо, чтобы избежать накопления большого количества ветоши (степной войлок). В условиях контакта с лесополосами применение подобных режимов необходимо главным образом для борьбы с зарастанием деревьями и кустарниками.

В заключение необходимо подчеркнуть, что, несмотря на увеличение в Каменной степи в последние десятилетия количества осадков и те изменения, которые вносят агролесомероприятия (подъем уровня грунтовых вод, защита от суховеев и засухи), восстановление растительности на залежах происходит в направлении формирования степных (луговые степи) фитоценозов. Следует отметить также, что восстановление растительности после удаления древесно-кустарниковых зарослей происходит в течение достаточно длительного времени (более 20 лет).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврорин Н. А. Растительность разновозрастных залежей Каменной степи // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Л., 1934. Т. 1. Сер. 3. С. 187—195.

Алехин В. В. Центрально-Черноземные степи. Воронеж, 1934. 90 с.

Афанасьева Е. А., Голубев В. Н. Почвенно-ботанический очерк Стрелецкой степи. Курск, 1962. 65 с.

Ахтырцев Б. П. Почвы и их изменение под влиянием лесных полос // Каменная степь, лесоаграрные ландшафты. Воронеж, 1992. С. 94—115.

Владимиров К. Н. Залежная и степная растительность в Бобровском уезде // Тр. бюро по прикл. бот. СПб., 1914. Т. 7. С. 619—679.

Высоцкий Г. Н. О перспективах нашего степного полеводства и скотоводства // Тр. бюро по прикл. бот. и сел. Пг., 1922—1923. Т. 13. Вып. 3. 20 с.

Залесский К. М. Залежная и пастбищная растительность Донской области. Ростов-на-Дону, 1918. 80 с.

Казанцева Т. И., Бобровская Н. И. Фитомасса степных сообществ Воронежской области // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем. Оренбург, 1997. С. 69—70.

Каменная степь: лесоаграрные ландшафты. Воронеж, 1992. 223 с.

Камышев Н. С. Фазы развития Каменной степи и проблема происхождения аспектов дерновинно-луговых степей // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1953. Т. 28. С. 145—146.

Камышев Н. С. Закономерности развития залежной растительности Каменной степи // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 2. С. 43—63.

Кирпичников М. Э. «Флора СССР» — крупнейшее достижение советских систематиков // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 10. С. 1503—1529.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. 1940. Т. 11. 265 с.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. // Степи Евразии. Л., 1991. 144 с.

Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17—40.

Мальцев А. И. Фитосоциологические исследования в Каменной степи // Тр. бюро по прикл. бот. и сел. Л., 1922—1923. Т. 13. Вып. 2. С. 135—254.

Мильков Ф. Н. Основные черты природы и ландшафтных комплексов Каменной степи // Каменная степь: лесоаграрные ландшафты. Воронеж, 1992. С. 4—13.

Пащенко А. И. К вопросу изучения динамики растительного покрова залежей Каменной степи // Природные ресурсы Воронежской обл. и их охрана (по матер. науч.-практич. конф.). Воронеж, 1974. С. 88—89.

Пащенко А. И. Роль ботанических микрозаповедников в преобразованной степи // Каменная степь 100 лет спустя. Воронеж, 1992. С. 53—60.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Восстановление растительности на степных залежах // Бот. журн. 1953. Т. 38. № 6. С. 862—873.

Семенова-Тян-Шанская А. М., Никольская Н. И. Состав и динамика надземной массы травостоев в степях и на лесных полянах Центрально-Черноземного заповедника // Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника им. проф. В. В. Алехина. Курск, 1960. Вып. 6. С. 82—116.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика степной растительности. М.; Л., 1966. 172 с.

Танфильев Г. И. Ботанико-географические исследования в степной полосе // Тр. особой экспедиции Лесного департамента, научн. отдел. СПб., 1898. Т. 2. Вып. 2. 285 с.

Тищенко В. В. Растительный покров на некосимых залежах после рубки древесно-кустарниковых зарослей // Агролесомелиоративные исследования в Каменной степи. Воронеж, 1981. С. 44—47.

Физико-географическое районирование центральных черноземных областей. Воронеж, 1961. 88 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

The meadow steppe of the Central Czernozem Region located close to a forest shelter belt, the latter having been under absolute protection since 1912, was studied. As a result, the area had been overgrown by tree and shrub species, a half of them was taken out in 1977—1979. The yearly haymaking started from that time. Many forest and grassland herb species and weeds were abundant after the tree cutting. The common cover was gradually changing. Weeds were the most active during the first 2—3 years; the part of grasses was also significant. During the next 5 years, the share of mesoxerophytic long-rhizomatous herbs increased, and that of weeds decreased. Afterwards, mesoxerophytic perennial herbs have been predominating. At the same stage, the cover of grasses has decreased wile the cover of xerophytic steppe grasses has increased. The young growth of trees and shrubs has been registered yearly despite the haymaking. Out data show that the restoration of a herb stand typical to meadow steppes of the European part of Russia after tree and shrub cutting and under yearly haymaking takes time no less than 20 years.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.683.2

© Р. В. Камелин

ЗАМЕТКИ О КРЕСТОЦВЕТНЫХ (*CRUCIFERAE*) АЗИИ. РОД *RHAMMATOPHYLLUM* И ЕГО РОДСТВО

R. V. KAMELIN. NOTES ON *CRUCIFERAE* OF ASIA. GENUS *RHAMMATOPHYLLUM* AND ITS AFFINITY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 01.08.2002

Азиатский род крестоцветных *Rhammatophyllum* в результате монографического пересмотра объединен с родом *Prionotrichon*. В объединенном роде пока числится 6 видов. Обсуждаются вопросы эволюции ряда азиатских родов крестоцветных, признаки которых объединяют подтрибы *Arabidinae, Erysiminae, Hesperidinae*. Дана карта ареалов видов рода.
Ключевые слова: крестоцветные (*Cruciferae*), *Rhammatophyllum, Prionotrichon*, систематика.

В 1933 г. монограф сем. *Cruciferae* О. Шульц описал по материалам из Казахстана новый род крестоцветных *Mitophyllum* O. E. Schulz. Практически сразу он обнаружил, что под тем же названием E. L. Greene еще в 1904 г. был описан род, также принадлежащий к крестоцветным, но к американской трибе *Streptantheae*. Поэтому Шульц переименовал этот род, назвав его *Rhammatophyllum* O. E. Schulz. Изменяя название, он просто подобрал греческий эквивалент латинскому прилагательному «mitis» (нежный, мягкий, слабый). Русский перевод поэтому — «нежнолистник».

Род *Rhammatophyllum* был основан на единственном виде *Arabis pachyrhiza* Kar. et Kir., описанном более чем 90 лет назад. Г. С. Карелин и И. П. Кирилов описали его из небольшого массива мелкосопочника по дороге от укрепления (пикета) Аягуз, ведущей к югу на Балхаш и в Джунгарский Алатау. Полная этикетка типовых образцов *Arabis pachyrhiza* Kar. et Kir. такова: «In lapidosis montis Bischtas inter munimentum Ajagus et rivulum Donsyk jacentis. Legit Karelin et Kiriloff anno 1841. Sub finem Maji jam omnino deflorata». Номер полевой этикетки — 65, при публикации материалов в «Бюллетене Московского общества испытателей природы» — 1193. Современное название речки Донсык — Тансык, сопка, которую Карелину назвали Биштас (5 камней), на современных крупномасштабных картах входит в мелкосопочник Антуат. Карелин и Кирилов собрали богатейший материал по этому виду. Только в гербариях С.-Петербурга и Москвы сейчас хранится не менее 44 гербарных листов, представляющих синтип этого вида, собранный в «locus classicus». Еще не менее 10—15 образцов попали в различные гербарии мира.

Р. Э. Траутфеттер первым заметил, что *Arabis pachyrhiza* обладает признаками, не свойственными видам *Arabis*, и перевел этот вид в род *Hesperis*, с чем, впрочем, никто не согласился. О. Шульц, описывая новый род, особо подчеркнул, что в отличие от других видов *Arabis* у *Arabis pachyrhiza* — спинокорешковый, а не краекорешковый зародыш. Он же обратил внимание на некоторые признаки вида (например, наличие «мальпигиевых» волосков в опушении), которые сближают этот род с родом *Erysimum*. От видов этого рода он, однако, отличал его по форме лепестков и медовых железок. Но, как подчеркивали авторы вида, на образцах *Arabis pachyrhiza* цветков не было. Описание цветков Шульц сделал по образцам

А. И. Шренка, собранным в Казахстане в 1843 г., но совершенно в другом месте. Наиболее полная этикетка этих образцов такова: «Hügellande am Atassu in der [неразборчиво, смыто — Hohe beim ?] Tschukuman (A. Schrenk, N 317, 17.05.1843)». Как многие другие географические указания А. И. Шренка, и этот «Tschukuman», на всех картах отсутствует. Не исключено, что здесь мы имеем дело с этнонимом — Чуйские куманы (т. е. род куманов — половцев с Чуи). Однако и довольно ясное указание на Атасу (=Река отцов) может означать и район современных поселков Атасу и Жана-Арка в долине Сарысу, и район южнее р. Атасу на главной дороге через Бекпакдалу на р. Чу, и, наиболее вероятно, район верховий р. Атасу (от Каражала до гор Кызылтау и Жельды-тау). Все это — участки исторической области Сары-Арка, и они расположены в 550—700 км западнее дороги от Аягуза на Балхаш. Поэтому вполне объяснимо, что растения, описанные Шренком, не вполне соответствуют типам Карелина и Кирилова. А это важно и потому, что после описания рода Шульцем в роде *Rhammatophyllum* были описаны еще 2 вида.

Rhammatophyllum frutex Botsch. et Vved. был описан в 1952 г. Но открыли этот новый вид В. П. Бочанцев и его учитель А. И. Введенский еще до Великой Отечественной войны, определяя сборы Б. А. Миронова и В. К. Пазий, работавших в составе Комплексной Бетпакдалинской экспедиции Среднеазиатского государственного университета. Новый вид был собран в 1936 г., и В. П. Бочанцев наметил по этим сборам новый вид *Arabis*. Однако, вероятно по письменному сообщению А. И. Введенского, в IX томе «Флоры СССР» (1939) это же растение было упомянуто как *Parrya frutex* Botsch. et Vved. (nomen nudum).

Как известно, основной автор обработки крестоцветных во «Флоре СССР» Н. А. Буш рода *Rhammatophyllum* не признал, *Arabis pachyrhiza* он оставил в роде *Arabis*, а ни одного образца нового вида в то время в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН не было. Описывая новый вид, Бочанцев и Введенский отнесли его уже к роду *Rhammatophyllum*, подчеркивая, кроме типа расположения зародышевого корня относительно семядолей, еще и участие в опушении стручков и листьев «мальпигиевых» волосков. Новый вид они отличали от *Rh. pachyrhizum* по мощному одревеснению побегов, более коротким и широким листьям и фиолетовым лепесткам. Цвет лепестков, скорее всего, им по памяти сообщила В. К. Пазий, на типовых образцах он скорее может быть определен как буровато-сиреневый или даже грязно-молочно-белый. Образцов типа *Rh. frutex* в Ташкенте и С.-Петербурге в общей сложности 10 листов. Этикетка типа такова: «Зап. Бетпак-Дала, колодец Кендерлык, склоны сая, красные глины (Миронов и Пазий, 24.05.1936, № 345—355)». Голотип, выбранный В. П. Бочанцевым, хранится в Ташкенте, в Объединенном гербарии Института ботаники и Среднеазиатского гос. университета (САГУ). По реестру гербарных образцов САГУ его номер (печатный на листе) 159832. Но и в этом случае без паратипа не обошлось. Паратипы, хранящиеся в Ташкенте и С.-Петербурге, имеют такую этикетку: «Казахстан, Каракалинский окр(уг). Ур(очище) Коунрад. На Коунраде и на сопках (С. Малых, 9.05.1930)». Они собраны в более ранней стадии развития, на них хорошо заметно, что цветки крупнеют по мере развития завязей. Кроме того, есть и полевая запись коллектора: «Цветки голубые и белые на одном кустике». Колодец Кендерлык находится на западном караванном пути через Бетпакдалу, Коунрад в Прибалхашье, севернее современного города Балхаш, и между ними более 450 км.

В 1969 г. А. Н. Васильева описала еще один вид рода — *Rh. krascheninnikovii* A. Vassil., на этот раз из западной части ареала рода. Типовые образцы его хранятся в Алма-Ате и С.-Петербурге. Этикетка их такова: «[Казахстан] Адаевский уезд. Между р. Эмбой и Усть-Уртом, меловые склоны на пути от Котты-кудука к озеру Шоптыкуль (И. М. Крашенинников, № 46, 14.06.1926)». Голотип следовало бы считать принадлежащим Гербарию Института ботаники (Алма-Ата), но и образец в БИН РАН отмечен заметкой «Typus! A. Vassil.». Новый вид отличался А. Н. Васильевой прежде всего по крупным цветкам, а также коротким листьям. Но на сборах И. М. Крашенинникова цветков нет. Их описание сделано по паратипам, тоже

хранящимся в Алма-Ате и С.-Петербурге. Этикетка здесь такова: «Казахстан, Адаевский уезд, между р. Эмбой и Усть-Уртом. Окрестности лога Чушкала (на зап. склоне Мугоджар), южные склоны к саю (Ф. Русанов, № 27/1, 3.05.1926)». Паратип собран очень близко от типовых образцов, но на месяц раньше, в цвету, и цвет лепестков — молочно-белый. Надо сказать, что на меловых возвышенностях в средней части бассейна Эмбы и между Эмбой, Мугоджарами и Устюртом, растения, определявшиеся ранее как *Arabis pachyrhiza*, собирались часто и многими коллекторами. Они имеются в гербариях С.-Петербурга, Москвы, Алма-Аты, Уральска. Большая часть их собрана в плодах, есть и образцы повторного цветения либо после потравы скотом, либо после пожаров.

Все три вида различаются только в «Иллюстрированном определителе растений Казахстана» (том 1, 1969), где род был обработан А. Н. Васильевой. Она различала эти виды так.

1. Листья свернутые, почти цилиндрические, до 7 см дл.; лепестки беловатые, вдвое длиннее чашелистиков; плодоножки до 15 мм дл. Многолетники 10—30 см выс. . . . . *Rh. pachyrhizum.*
— Л. плоские, до 2.5 см дл.; лепестки фиолетовые, равны или немного длиннее чашелистиков; плодоножки до 10 мм дл. . . . . 2.
2. Чашелистики до 4.5 см дл.; лепестки 3.5—6 мм дл., фиолетовые; стручки без ножки (гинофора), столбик 1—1.5 мм дл. Полукустарничек 50 см выс. . . . . *Rh. frutex.*
— Чашелистики 6—7 мм дл.; лепестки 8—11 мм дл., белые; стручки на ножке (гинофоре) 3.5 мм дл.; столбик до 1 мм дл. Полукустарничек 15—30 см выс. . . . . *Rh. krascheninnikovii.*

Все виды были изображены на таблице (плохой печати). Для всех видов указано только «мальпигиевое» опушение. У *Rh. frutex* подчеркнуто полное отсутствие прикорневых листьев и облиственность цветоносного побега. Длина стручков и плодоножек у всех видов примерно одинакова. У *Rh. frutex* изображены более длинные столбики.

По данным Васильевой, *Rh. pachyrhizum* растет от Мугоджар до Центрального Казахстана (?!), *Rh. frutex* — в Бетпакдале и Джунгарском Алатау, а *Rh. krascheninnikovii* — по меловым обнажениям Прикаспия (?!).

В IV томе «Определителя растений Средней Азии» (1974) *Rh. krascheninnikovii* был отнесен в синонимы *Rh. pachyrhizum*. Обработка рода и родства *Arabis* в целом в этой работе сделана М. М. Набиевым, который, как и большинство других авторов обработки семейства в этом издании, пользовался консультациями В. П. Бочанцева. М. М. Набиев дает такой ключ для видов рода.

1. Полукустарничек. Листья нитевидные, почти цилиндрические, до 7 см дл. Лепестки около 10 мм дл., вдвое длиннее чашелистиков, беловатые . . . . *Rh. pachyrhizum.*
— Полукустарник. Л. плоские, линейные, 0.5—2.5 см дл. Лепестки 3.5—6 мм дл., равны чашелистикам или слегка длиннее их, фиолетовые или белые . . . . *Rh. frutex.*

В примечании он пишет: «Изучив имеющийся материал и типы видов *Rh. pachyrhizum* и *Rh. krascheninnikovii*, мы убедились в том, что *Rh. pachyrhizum* — полукустарничек, образующий дерновинные куртинки. При естественном или искусственном разрушении этих куртинок с поверхности почвы происходит бурное развитие прикорневых листьев и растения кажутся травянистыми многолетниками» (Набиев, l. c.: 90). Замечание это справедливо, но в этом случае жизненная форма и *Rh. pachyrhizum,* и *Rh. frutex* по существу одинакова.

Распространение *Rh. pachyrhizum* указано от Прикаспийских пустынь и Устюрта до Джунгарского Алатау, а *Rh. frutex* — в Бетпакдала и Прибалхашских пустынях.

Все сказанное выше, пожалуй, свидетельствует нам об отсутствии сколько-нибудь надежных дифференциальных признаков, которыми мы могли бы пользоваться для разделения видов рода, особенно в стадии плодоношения, а также о весьма сомнительной географической дифференциации их. Последнее становится особенно ясно после пересмотра большого количества гербарного материала, накопленного по этим видам в различных гербариях. Однако, прежде чем характеризовать признаки рас в их распределении по ареалу, следует обсудить общие признаки, характеризующие род в целом.

Опушение растений дает важные признаки для диагностики крестоцветных. Во всех сводках род *Rhammatophyllum* характеризуется «мальпигиевым» опушением, т. е. прижатыми жесткими двуконечными волосками, прикрепленными посередине (и без ножки). Но это не вполне точно. Уже у типовых образцов *Rh. pachyrhizum* в опушении преобладают двуконечные волоски, но они довольно нежные, легко сминающиеся, не вполне прижатые, а часть их крепится на ножке (т. е. это вильчатые волоски), есть при этом и немногие прижатые волоски без ножки. Величина волосков очень различна — от мелких до крупных (1.5 мм). На листьях попадаются и волоски двуконечные, но с третьим коротким вверх направленным лучиком. На стеблях попадаются также однолучевые волоски, прикрепленные в основании «пяточкой» (без ножки), луч же направлен косо вверх. Опушение стручков всегда более мягкое, из волосков разной величины. Интересно, что иногда в основании короткого столбика развиваются мелкие 3—4-лучевые волоски (2-вильчатые) и собственно простые волоски. У паратипов *Rh. pachyrhizum* на стручках есть и настоящие мальпигиевые волоски, и очень мягкие оттопыренные, и, реже, 3—4-лучевые (очень короткие) волоски. Опушение всех других образцов такое же, но очень различна величина и жесткость основных двуконечных волосков.

Чашелистики у всех видов *Rhammatophyllum* без мешочковидных вздутий оснований наружных чашелистиков и без колпачка, прямостоящие, в зрелости увеличивающиеся. Лепестки продолговато-обратнояйцевидные с малоотгибающейся пластинкой и постепенным сужением в ноготок (т. е. цветки полуоткрытые). Цвет лепестков молочно-белый, у юго-восточных рас — сиреневый («голубой», «фиолетовый»), в сушке — слабо желтеющий. К сожалению, в типовом местонахождении ни форма, ни цвет венчика неизвестны. Тычинки неравные, с чуть утолщенными нитями. Нектарные железки наружных тычинок почти полностью окружают основание, внутренних — сильно развиты снаружи (часто почти кольцевидно сливаются). Завязь сидячая. Столбик короткий, но обычно ясно выражен. Рыльце нерезко двулопастное. Стручки плоские, часто извитые, с тонкими перегородками и тонкими створками с ясной средней жилкой и слабее развитыми боковыми. Семена обычно отделены четковидными перетяжками, при недоразвитии семян может наблюдаться (в том числе в основании) резкое сужение стручка (но гинофора нет!). Вскрываются стручки снизу. Перегородка развита обычно полностью, эпидермис ее посередине с мелкими вытянутыми в ширину клетками (не продольно вытянутыми!). Семеносцы свободные. Семена несколько уплощенные, без крыльев или окаймления. Зародыш спинокорешковый (типы всех рас), но и кософкраекорешковый (паратип *pachyrrhiza*), редко совершенно краекорешковый (горы Чингиз-тау, т. е. очень близко от типовых образцов *Rh. pachyrhizum*). Это свидетельствует о том, что в этом роде положение зародыша, как и в ряде других групп крестоцветных (например, *Erysimum, Stroganovia* и др.), не строго определенное. В нашем случае это, несомненно, связано с узкими семядолями.

Совокупность признаков видов рода свидетельствует о принадлежности его в широком смысле к трибе *Arabideae* (к стволу, представленному собственно группами подтриб *Arabidinae, Erysiminae, Hesperidinae*). Подтрибы отличают прежде всего разные типы опушения, гомоморфные или гетероморфные чашелистики, строение нектарных железок, эпидермиса створок и особенно перегородки стручка, форма стручков и рыльца, а также разное основное число хромосом. По многим признакам *Rhammatophyllum* промежуточен между типами *Arabidinae* и *Erysiminae*. От *Erysiminae* его отличает слабое развитие настоящих мальпигиевых, а тем более 3—4-лучевых прижатых жестких волосков, гомоморфная чашечка, слабо развитый отгиб лепестков, плоские стручки (тонкие их створки), другой тип эпидермиса перегородки стручка, узкие семядоли. От *Arabidinae* — смешанное опушение, в котором господствуют вильчатые и мальпигиевые, а не звездчатые волоски, хорошо развитые, хотя и короткие, столбики, и другой (не строго краекорешковый) тип положения зародышевого корня.

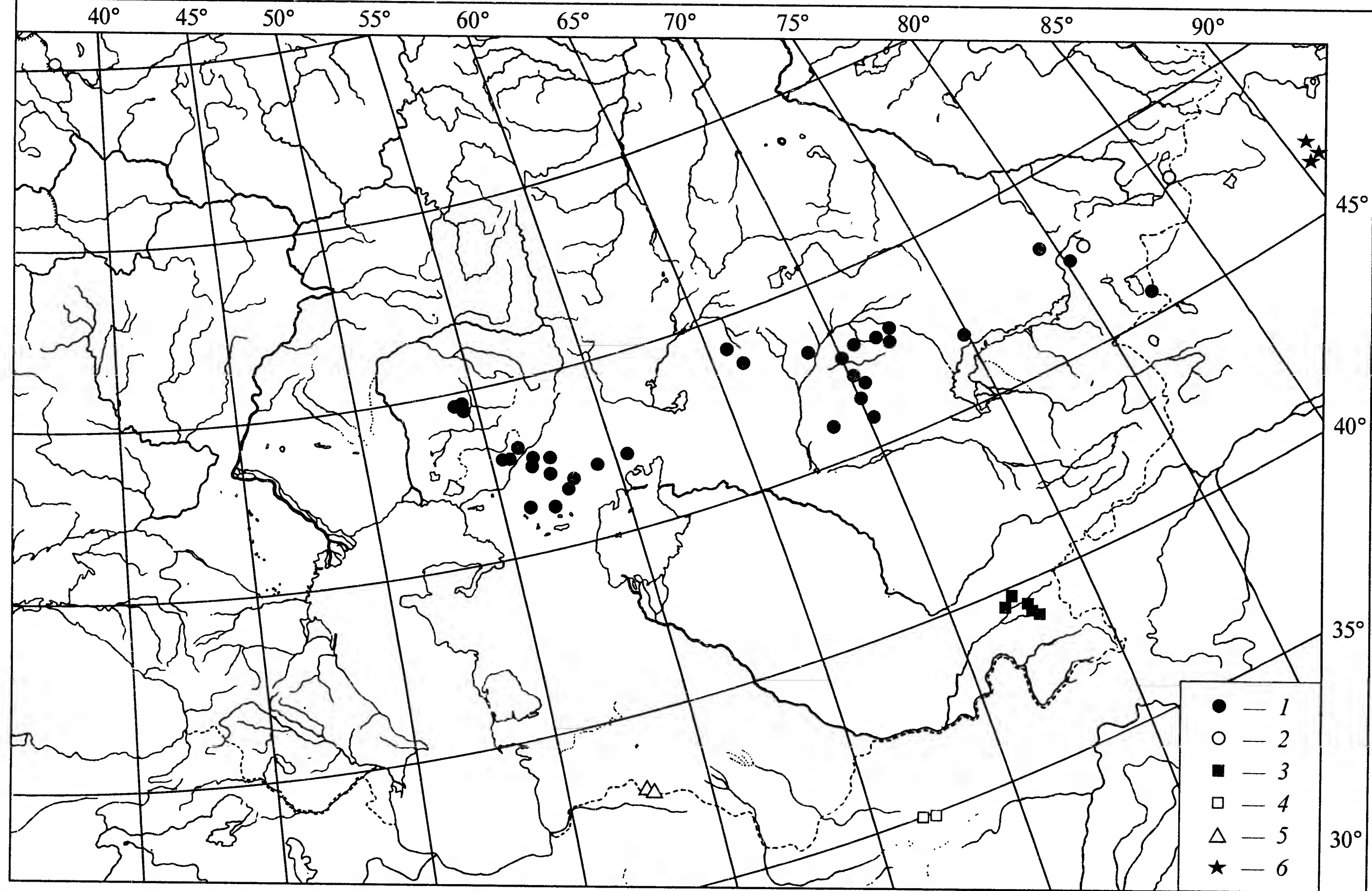
Естественное положение рода, следовательно, как раз между типами этих двух подтриб (подтриба *Hesperidinae* отличается еще и развитием железистого опушения, а также другим типом рылец).

Определяя собственно расовый состав рода *Rhammatophyllum*, мы сталкиваемся с рядом трудностей, связанных с неполным изучением их разнообразия на очень обширном ареале (см. рисунок). При этом общий ареал представляется явно дизъюнктивным. Самые западные местонахождения рас *Rhammatophyllum* связаны с меловыми возвышениями в бассейне Уила и Средней Эмбы (Акшетау, Актолагай, Аккереге, Актау, Алатау — гряда Ширкала), они продолжаются к востоку и юго-востоку до чинка Донгуз-тау и собственно северного чинка Устюрта (Мынсуалмас), а наиболее восточная находка в этой части ареала — гора Агатау в окр. пос. Кара-чокат (Малые Барсуки, Приаралье). Нигде в Прикаспийской низменности этого вида нет, нет его и в Мугоджарах (ошибочное указание относится к кряжу Шошкакуль значительно южнее окончания Мугоджар). После значительной дизъюнкции (около 400—450 км) вид появляется на возвышенностях верховий Тургая и Жиланшика (северо-западнее Улутау), а затем, вновь после перерыва (~ 200 км), на мелкосопочниках близ Сарысу и в Сары-Арка (Актау, Ортау, горы Айрын и т. д.), южнее этой группы местонахождений находятся и два известных местонахождения в Бетпакдала — колодцы Кендырлик и Кок-Ашик, а восточнее лишь одно местонахождение в Северном Прибалхашье — Коунрад. И вновь, после перерыва в 400 км, *Rhammatophyllum* есть в мелкосопочниках левобережья р. Аягуз (тип), а также в Чингиз-тау. И наконец, еще одна точка находится в замечательном районе Джунгарских ворот, на шлейфе хребта Барлыктау, на самой границе с Китаем (и, несомненно, вид есть в этом районе и в Китае). Но указания на Джунгарский Алатау пока не подтверждены ни одним гербарным листом. Очень редко (с большими разрывами ареала) род представлен и в Восточном Казахстане (он пока не найден ни в Зайсанской котловине, ни в Тарбагатае, ни в Алтайской горной стране, ни в мелкосопочниках района Семипалатинска). Следовательно, ареал его следует называть западноказахстанско-центральноказахстанско-джунгарским дизъюнктивным. И замечательна его строгая широтная приуроченность (он ограничен по широте полосой от 45°30′ до 50° с. ш.). Зонально это полосы сухих и опустыненных («пустынных») степей, но в них расы рода приурочены к незональным типам местообитаний, к мелкосопочникам, выходам пестроцветных и меловых пород, каменистым шлейфам, обрамлениям озерных долин и коренным берегам речек и ручьев. Лишь в паре случаев мы можем предполагать по записям на этикетках, что они связаны с хорошо развитыми степными (петрофитно-степными) ценозами.

Сколько же видов в роде? Признаки, которыми пыталась различить виды рода А. Н. Васильева, совершенно не выдержаны. Листья, даже у типовых образцов *Rh. pachyrhizum*, не только очень узкие и свернутые, но и уплощенные, и в то же время на мелах Эмбы и на чинках Устюрта они не только короткие (до 1—2 см), но и очень длинные (до 6—8 см, узколанцетные). Недаром А. Н. Васильева приводит для западной части ареала как *Rh. pachyrhizum*, так и *Rh. krascheninnikovii*. Лепестки здесь не всегда вдвое длиннее чашелистиков, но, главное, в восточной части ареала они тоже могут быть крупными (например, у паратипа *Rh. frutex*). А цветков у типа *Rh. pachyrhizum*, как известно, нет. Длина плодоножек варьирует у всех рас, равно как и столбиков. А гинофора нет ни у одного экземпляра *Rhammatophyllum*.

М. М. Набиев различает *Rh. pachyrhizum* и *Rh. frutex* теми же признаками, но всего определеннее — по жизненной форме (полукустарничек — *Rh. pachyrhizum*, полукустарник — *Rh. frutex*). При этом он ограничивает ареал *Rh. frutex* (только Бетпакдала и Прибалхашье, т. е. только типы и паратипы *Rh. frutex*). Но мощное одревеснение ветвей свойственно и экземплярам из Джунгарских ворот, а также с Эмбы (Актулагай), Устюрта (особенно из районов севернее оз. Сам и близ оз. Кашкар-ата).

Собственно, вывод очевиден: признаки не позволяют различать в роде более одного вида, который, однако, весьма изменчив по многим признакам, причем изменчивость эта географически почти не упорядочена. Парадоксально, но большую часть образцов *Rhammatophyllum*, если пытаться найти различия их по жизненной форме, следовало бы относить именно к *Rh. frutex* Botsch. et Vved., а не к *Rh. pachyrhizum*.



Ареал видов рода *Rhammatophyllum* O. E. Schulz.

1 — *Rh. pachyrhizum* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz; *2* — *Rh. erysimoides* (Kar. et Kir.) Kamelin; *3* — *Rh. pseudoparrya* (Botsch. et Vved.) Kamelin; *4* — *Rh. afghanicum* (Rech. f.) Kamelin; *5* — *Rh. gaudanense* (Litw.) Kamelin; *6* — *Rh. kamelinii* (Botsch.) Kamelin.

Но, как только мы попытаемся определить точное родство единственного вида рода *Rhammatophyllum*, который должен называться по приоритету *Rh. pachyrhizum* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz, мы неизбежно обращаемся к еще одному азиатскому роду, который столь же малоизвестен даже монографам крестоцветных. Это род *Prionotrichon* Botsch. et Vved.

Род *Prionotrichon* Botsch. et Vved. был описан В. П. Бочанцевым и А. И. Введенским в 1948 г. При описании он был основан на двух видах — *P. pseudoparrya* Botsch. et Vved. (был выбран типом рода его авторами) и *P. erysimoides* (Kar. et Kir.) Botsch. et Vved. (первоначально был описан как вид рода *Arabis*). Сравнивался при описании этот род именно с родом *Rhammatophyllum*, причем особенно подчеркивались следующие признаки рода: желтый цвет лепестков, стручки без ясной средней жилки, тонкая перепончатая перегородка стручков без заметной жилки (среднего шва), краекорешковый зародыш и своеобразное опушение. Именно по характеру опушения и был назван новый род (русский перевод названия — Перистоволосник, или пиловолосник, что особо подчеркивали при описании авторы). В дальнейшем В. П. Бочанцев (1966, 1987) дважды давал обзор видов этого рода, число которых в последнем обзоре дошло уже до 7, причем часть признаков рода оказалась иной (белые, лишь желтеющие в сушке лепестки, створки с жилкой, эпидермис перегородки с параллельными стенками, в отличие от видов рода *Phaeonychium* O. E. Schulz, с которым он сближал *Prionotrichon* в первом обзоре). Однако в обработке крестоцветных Средней Азии, которую В. П. Бочанцев консультировал, род *Phaeonychium* помещен далеко от родства *Rhammatophyllum* — *Prionotrichon* (в родство *Oreoblastus, Desideria*), что, возможно, сделано было редактором тома М. Г. Пахомовой (Определитель..., 1974). Между тем роды *Rhammatophyllum* и *Prionotrichon* настолько близки, что В. П. Бочанцев даже определял один из старых сборов А. И. Шренка, который, несомненно, относится к *Rh. pachyrhizum* (из урочища Манака), как *Prionotrichon erysimoides* (Kar. et Kir.) Botsch. et Vved.

Познакомимся с признаками видов рода *Prionotrichon* более подробно.

Тип рода — *P. pseudoparrya* Botsch. et Vved. был описан одновременно с описанием рода и в сравнении с *P. erysimoides* (Kar. et Kir.) Botsch. et Vved. Этикетка типа: «Алайский хребет, на сцементированных осыпях по правому берегу р. Кызыл-су выше кишл. Сарыгуй, № 1563, А. И. Райкова, 10.09.1927» (TAK!) (номер образца по реестру САГУ — 26992).

Собран он был только в зрелых стручках, описание цветков было сделано по экземпляру паратипа, собранному в ином районе: «[Алайская долина — ошибочно! Р. К.], окрестности Алтын-мазара, каменистый склон над рекой Муксу, высота 3200 м, № 321, С. Ю. Липшиц, 1.07.1931» (TAK, LE!). Тип собран на границе Киргизии и Таджикистана, в ущелье Кызылсу ниже Алайской долины. В этом районе вид собирался и выше по макросклону Алайского хребта (в ущелье Кызыл-эшме). Паратип собран на южном макросклоне Заалайского хребта (в верхней части перевала из бассейна р. Муксу). На южном макросклоне Заалайского хребта вид собирался еще в ущелье Сельдара (бассейн Каинды — верховьев Муксу). Собственно в Алайской долине вид пока не собирался. Надо отметить, что еще при первом осмотре коллекции С. Ю. Липшица Б. А. Федченко написал на гербарном листе: «Очевидно, новый вид!». Н. А. Буш определял его как *Arabis erysimoides* Kar. et Kir. var. *velutina* N. Busch (в гербарии).

Опушение этого вида довольно различно распределяется по разным органам. На стеблях преобладают двуконечные, большей частью разнолучевые и не прижатые, на коротких ножках волоски, на листьях — крупные двуконечные прижатые волоски обладают короткими (обычно немногочисленными) лучиками (или щетинками), торчащими вверх, а в некоторых случаях развиваются короткие волоски, утолщенные наверху (? не железистые ли). На стручках часть волосков вильчатые на коротких ножках, довольно мягкие с характерной щетинистостью (по 2—4 щетинки на каждом луче). Ножки, обламываясь, имитируют короткие волоски. Часть волосков прижатые, более жесткие, почти «мальпигиевые» и совершенно без щетинок или лучиков, но

на короткой ножке. Но есть и очень короткие вильчатые (с 2 лучиками) волоски. Чашелистики (на паратипах) опушены ветвистыми или вильчатыми, но не пильчатыми волосками. **Лепестки снаружи опушены немногочисленными волосками (мелкими, простыми)!**

Наружные чашелистики слегка расширены в основании. Лепестки оттянуты в довольно длинный ноготок, молочно-белые. Медовые железки кольцевидно слиты. Тычиночные нити в средней части расширенные, пыльники заметно приостренные. Стручки с незаметной средней жилкой (обычно можно различить до 3 тонких жилок). Перегородка стручка обычно более утолщена, чем у *Rhammatophyllum pachyrhizum*, серединный тяж перегородки из очень мелких клеток, несколько более широких, чем их длина (он очень похож на серединный тяж у более западных образцов *Rh. pachyrhizum*). Столбик короткий, но заметный, рыльце слабо двулопастное. Семеносцы свободные. Семена без окаймления. Зародыш краекорешковый.

Второй вид, переведенный в род при его описании, — *P. erysimoides* (Kar. et Kir.) Botsch. et Vved. был основан на растениях, впервые описанных как *Arabis erysimoides* Kar. et Kir. Этикетка типовых образцов этого вида такова: «In argillosis desertorum Songâriae inter rivulos Tschulak et Ai. Karelin et Kiriloff a. 1841, N 66 (1192), 25.04!». Обратим внимание на то, что «locus classicus» этого вида находится не далее, чем в 50—60 км восточнее «locus classicus» *Rhammatophyllum pachyrhizum*! В Гербарии БИН РАН хранится 13 листов типовых образцов вида (с разными этикетками). Даже в Гербарии Московского гос. университета образцов этого вида нет. Лишь недавно этот вид был собран довольно далеко от места первого сбора, в восточной части Зайсанской котловины, на знаменитой горке Ашутас.

При описании типа рода *Prionotrichon pseudoparrya* Botsch. et Vved. авторы сравнили свой вид с *P. erysimoides* и отличали его по более широким чашелистикам и лепесткам, более коротким тычинкам и расширенным тычиночным нитям. *P. erysimoides* действительно заметно отличается от *P. pseudoparrya* по большему одревеснению каудекса, хотя одревесневшие веточки каудекса иногда перекрываются мощно развитыми вегетативными побегами (у *P. pseudoparrya* одревеснение слабое, это типичный каудексообразующий многолетник подушковидного нарастания, а *P. erysimoides* — полукустарничек). Листья у *P. erysimoides* хотя и опушены, но зеленые, довольно широкие (у *P. pseudoparrya* они густо сероопушенные). Опушение листьев у обоих видов похожее, но у *P. erysimoides* есть и мелкие дважды вильчатые волоски, а похожих на железки волосков нет, хотя обломки ножек вильчатых волосков имеются. Кроме того, у *P. erysimoides* и на листьях есть почти «мальпигиевые» волоски без щетинок на лучах. Опушение стручков более мягкое, здесь у *P. erysimoides* меньше и двуконечных жестких и пильчатых волосков, преобладают двулучевые слабо прижатые или восходящие, а также вильчатые и дважды вильчатые тонкие нежные волоски. Лепестки у *P. erysimoides* действительно кажутся более узкими (на одном образце в анализе цветка они подкрашены, а естественный их цвет, видимо, молочно-белый). Опушения лепестков я не заметил. Стручки более четковидно пережатые, иногда внизу с заметной средней жилкой, обычно же с 3 параллельными, примерно одинаковыми. Столбик то короткий, то более длинный, рыльце неясно двулопастное, обычно столбик довольно густо опушен. Перегородка стручка утолщенная, с мелкими клетками серединного тяжа. Различий у тычиночных нитей нет, а вот пыльники здесь не столь заостренные.

Из семи видов, признанных В. П. Бочанцевым в роде *Prionotrichon*, кроме выше охарактеризованных, я имел возможность исследовать и типы (и образцы других сборов) еще трех видов.

Самый западный вид рода *P. gaudanense* (Litw.) Botsch. я собирал и сам в классическом местонахождении на перевалах из Гаудана в сторону Ирана. Это довольно высокое растение, внизу заметно (и довольно мощно) одревесневающее, хорошо облиствленное, с молочно-белыми цветками и густо опушенными молодыми стручками. Опушение у этого растения абсолютно аналогично типу рода и джунгарскому виду: оно составлено преимущественно двуконечными сидячими и прижатыми

волосками, частью без дополнительных коротких лучиков, частью — с такими лучиками, направленными вверх или даже в разные стороны (число их невелико), а также такими же волосками, но на коротких ножках и не вполне прижатыми. Все опушение довольно мягкое, густое, волоски легко сминаются (и имитируют вильчатые и ветвистые волоски, особенно если растения собираются в пору цветения и начала развития стручков). В зрелости часть волосков на листьях грубеет, и тогда они кажутся почти «мальпигиевыми», хотя имеют дополнительные лучики или щетинки.

Вид этот был описан впервые как *Erysimum gaudanense* Litw. В. П. Бочанцев, также сам собиравший это растение, установил, что оно относится к роду *Prionotrichon*, подчеркивая и отличие его в опушении, и гомоморфную чашечку, и резкое отличие перегородки стручков, где не выражен продольный тяж из более крупных вытянутых вдоль клеток, а клетки эпидермиса все однородны и обычно несколько более широки, чем длинны. Наконец, у этого вида краекорешковый зародыш (что в роде *Erysimum* все же большая редкость). Бочанцев отличал этот вид от других видов рода по опушению лепестков. Но, как я подчеркнул выше, опушение лепестков присутствует и у типа рода *Prionotrichon*. От *P. pseudoparrya* тем не менее *P. gaudanense* легко отличается по хорошо выраженному одревеснению высоких побегов, более мощно развитым облиствленным стеблям и более крупным цветкам. Как и у *P. pseudoparrya*, стручки у *P. gaudanense* и в зрелом состоянии довольно узкие, нередко извитые, с неразвитой средней жилкой.

Совместно с В. П. Бочанцевым я имел возможность исследовать и типовые образцы еще одного вида рода *Prionotrichon*, который первоначально был описан К.-Х. Райхингером в качестве типа особого нового рода — *Koeiea afghanica* Rech. f. Типовые образцы были присланы из Копенгагена и имели следующую этикетку: «Afghanistan. Bandi-Amir, 2800 m, 19 VIII 1948, M. Koie, N 2845». Бочанцев совершенно справедливо отнес этот вид в род *Prionotrichon*, поскольку опушение этого растения абсолютно идентично опушению типового вида рода *Prionotrichon* — *P. pseudoparrya*, да и жизненная форма примитивного плотнодерновинного полукустарничка та же. Существенным отличием этого вида представлялись лишь довольно короткие и широкие (до 3 мм) стручки, снабженные на верхушке крупным столбиком и расширенным, почти цельным рыльцем (с едва намеченной выемкой между двумя его лопастями). Позднее в нашем гербарии появились и образцы из «locus classicus», собранные Й. Хеджем и П. Вендельбо в более молодом состоянии, которые несколько сгладили эти различия, хотя было ясно, что и этот вид рода *Prionotrichon* вполне самостоятелен.

А то, что стручки видов рода *Prionotrichon* могут быть широкими, а рыльце крупным и почти слитым, стало особенно ясно после обнаружения еще одного вида рода, собранного мною и монгольским ботаником Ш. Дариймаа в южных районах Монгольского Алтая. Первоначально я определил его как близкий к *P. erysimoides*, но В. П. Бочанцев описал его во втором обзоре видов рода как новый вид *P. kamelinii* Botsch. Я сам собирал его в Монгольском Алтае в трех местах. Это крупные растения, в основании слабо древеснеющие, с хорошо облиствленными стеблями, крупными листьями, оттянутыми в ясный черешок, крупными бледно-желтыми или кремово-розовыми цветками и очень широкими (до 3—3.5 мм) стручками, которые, однако, длинные (до 8 см), совершенно плоские, с коротким, до 2 мм, довольно широким, едва выемчатым рыльцем.

Опушение листьев составлено почти «мальпигиевыми», но более мелкими волосками как без дополнительных щетинок и лучиков, так и с дополнительными щетинками на лучах (до 4—6), отдельные волоски на одном из экземпляров были, однако, мягкими 4-неравно-лучевыми или мягкими 3-неравно-лучевыми с дополнительными щетинками (т. е. ветвистыми). На стеблях было больше ветвистых 2-лучевых (несущих до 4—6 крупных щетинок на лучах) и крупных пильчатых двуконечных волосков. Стручки же опушены мягкими двулучевыми или даже вильчато-ветвистыми двулучевыми волосками, то почти без дополнительных щетинок, то (чаще) с большим числом дополнительных щетинок (до 6—8).

Исследование эпидермиса перегородки стручка показало, что он составлен узкими, вытянутыми поперек стручка клетками, значительно более крупными, чем у *P. erysimoides*. Очень крупными являются и семена (и в этом отношении вид из Монголии более всего похож на афганский). Семеносцы свободные, а сами семена с верхушки чуть пленчато (узкокрыловидно) окаймлены.

Как и В. П. Бочанцев, я не видел ни одного образца еще двух видов, описанных К.-Х. Райхингером в роде *Koeiea* — *K. ghorana* Rech. f. (Афганистан, провинция Горан или Гор, перевал Шутурхун (Шутурхан) и *K. flexuosa* Rech. f. (Афганистан, провинция Кабул, точнее Вардак, близ Джалреза (Джалеза)).

В. П. Бочанцев (1987), основываясь на диагнозах и рисунках во «Flora Iranica», также считает их видами рода *Prionotrichon*. У меня такой уверенности нет, особенно в отношении *K. flexuosa*, ведь К.-Х. Райхингер отнес к роду *Koeiea* еще один вид — *K. altimurana* Rech. f., а это растение оказалось *Arabis fruticulosa* С. А. Mey. Необходимо весьма детальное исследование как опушения этих видов, так и (для *K. flexuosa*) цветков и перегородки стручков.

Но зная пять видов рода *Prionotrichon*, мы вправе поставить вопрос о его связях с *Rhammatophyllum*. Совершенно ясно, что это очень близкие типы. И оба рода совершенно аналогично сочетают в себе признаки как подтрибы *Arabidinae*, так и признаки, скорее, подтрибы *Erysiminae*, но, возможно, и *Hesperidinae* s. l. Опушение видов обоих родов смешанное, и по этому признаку они отличаются от рода *Arabidinae* и *Erysiminae* в равной мере. Отличие же в опушении *Rhammatophyllum* и *Prionotrichon* заключается в том, что основу его у *Rhammatophyllum* составляют мягкие двуконечные волоски на ножках (вильчатые) при наличии почти «мальпигиевых» волосков, а также немногочисленных однолучевых и мелких 2-вильчатых или коротких 3—4-лучевых волосков, а у *Prionotrichon* основу составляют мягкие перистоветвистые двулучевые волоски (с небольшим числом лучиков) на коротких ножках, но есть и почти «мальпигиевые» волоски (с дополнительными лучиками и без них), вильчатые и дважды-вильчатые волоски, а также — более редко и 3—4-лучевые (обычно — неравно) волоски. Разница, в сущности, в том, что у *Prionotrichon* на таких же типах двулучевых волосков развиваются и перисто (или гребенчато) располагающиеся мелкие лучики или щетинки. Строение цветков в том и другом роде практически одинаково: чашечка более или менее гомоморфна, лепестки оттянуты в довольно длинный ноготок, отгиб пластинки лепестка невелик (цветок полуоткрытый), тычинки с несколько расширенными нитями. Медовые железки все почти кольцевидно смыкаются, а у наружных тычинок — окружают их или почти смыкаются. Стручки плоскосжатые, с довольно тонкими стенками, перегородка без выраженного серединного тяжа, а клетки эпидермиса либо немного более широкие, чем длина их, либо весьма вытянуты поперек (и никогда не вдоль) стручка. Столбики всегда заметные, рыльца сомкнуты, но с более или менее выраженной выемкой. Семеносцы свободные. Семена без окаймления или с чуть намеченным окаймлением на верхушке. Но зародыш у *Rhammatophyllum* — от спинокорешкового до косокраекорешкового и даже краекорешкового, у видов *Prionotrichon* — только краекорешковый. Связано это с более узкими семядолями у *Rh. pachyrhizum*. Есть и еще некоторые отличия: у *Rhammatophyllum* стручки все же с ясной более утолщенной средней жилкой на створках, у видов *Prionotrichon* средняя жилка если и заметна, то лишь в нижней части стручка, а в большинстве случаев совершенно равномерно слегка утолщены три параллельные жилки (у *Prionotrichon* боковые жилки более тонкие и заметно отставлены к краям стручка). Перегородка стручка, по крайней мере, у некоторых видов *Prionotrichon* более утолщена, но эпидермис перегородки принципиально сходный с *Rhammatophyllum*. Цвет венчика у *Rhammatophyllum* молочно-белый (слегка желтеющий в сушке) или сиреневый (? голубой, фиолетовый), у *Prionotrichon* — большая часть видов, видимо, тоже с молочно-белыми (слегка желтеющими в сушке) лепестками, но у одного вида окраска лепестков полихромна — от бледно-желтых до розоватых. Но все же эти роды так близки друг к другу, ведь и жизненные формы изменяются в них абсолютно

параллельно (и явно это гомология), хотя столь явных настоящих полукустарников, как большая часть *Rhammatophyllum*, в роде *Prionotrichon* все же нет. И листья показывают значительную гомологию, хотя у *Rhammatophyllum* нет длинночерешковых широких листьев, но есть длинные (и нередко свернутые) сужающиеся в неясный черенок прикорневые листья. В обоих типах преобладают признаки, близкие к родству *Arabis*, но всегда есть что-то, что напоминает либо некоторые типы *Hesperidinae*, либо *Erysimum*. Это очень заметно в облике и видов *Prionotrichon* (особенно *P. erysimoides, P. kamelinii, P. gaudanense*), и в редких примитивно-кустарничковых (переходных к поликарпикам с каудексом) формах *Rhammatophyllum pachyrhizum*. Таковы и тип вида, и группа экземпляров из гор Айрин между станциями Анадырь и Бассага, и некоторые сборы с чинка Устюрта (в овраге Айрюк). Да и недаром *Rhammatophyllum frutex* сопоставлялся с *Parrya* (*Neuroloma*), по-видимому, группы *P. fruticulosa*.

Еще в 1995 г., пересматривая состав рода *Stevenia* Fisch. (*Arabideae*), я выдвинул гипотезу, по которой многие евразиатские и азиатские группы «арабоидных» крестоцветных возникли в результате неоднократных и разновременных гибридизационных процессов, участвовавшие в которых предковые типы принадлежали к разным филумам *Arabideae* (Камелин, 1995). Одним из наиболее ранних этапов подобной «сетчатой эволюции» мог быть обмен генетическим материалом между предковыми типами собственно *Arabidinae* и *Hesperidinae* (в котором, наиболее вероятно, участвовал предковый тип рода *Dontostemon*, отличавшийся от него несросшимися тычиночными нитями). В дальнейшем обменивались в гибридизациях типы *Arabidinae* и *Hesperidinae* (в результате возникли *Aubrieta, Botschanzevia*), *Arabidinae* и *Drabinae* (*Borodinia, Schivereckia, Draba* типа *D. darwasica, D. arsenjevii*), *Arabidinae* и *Alyssinae* (*Stevenia, Ptilotrichum, Pterygostemon, Galitzkia, Hormatophylla*). В числе подобных гибридогенных типов я указывал и *Prionotrichon, Rhammatophyllum*, и, наконец, возможно, *Phaeonychium*, группу азиатских *Arabis*, и особенно *A. fruticulosa* C. A. Mey. Но если для этих родов было наиболее вероятно предполагать одним из родителей *Arabis* типа *fruticulosa* или связующий предковый тип между *A. fruticulosa* и группой *A. karategina — A. kokanica*, то второго партнера этих скрещиваний я не предполагал даже с какой-то долей вероятности. Теперь я думаю, что это мог быть тип первичного гибридного обмена между предковым типом азиатских *Arabis* и предковым типом рода *Erysimum*. Во всяком случае к вееру гибридного расщепления подобных гибридов могут относиться и *Prionotrichon, Rhammatophyllum*, и ряд групп среднеазиатских *Erysimum* (типа *E. cyaneum — E. samarkandense*, но и типа *E. kasachstanicum* с плоскими стручками!). Гибридные типы, возникавшие в веере расщепления, могли затем и стабилизироваться в реципрокных скрещиваниях, и в новых гибридных комбинациях с другими гибридогенными типами.

Ныне, пересматривая состав родов *Rhammatophyllum* и *Prionotrichon*, я еще раз убедился в вероятности подобных гибридизационных процессов, которые, конечно, не ограничивались неогеном или плейстоценом, но могли идти и в голоцене. Очень важно в этом отношении вновь подчеркнуть, что практически в одном небольшом районе обитают *Rhammatophyllum pachyrhizum* (тип со спинокорешковым зародышем и форма с Чингиз-тау с краекорешковым зародышем) и *Prionotrichon erysimoides*. Очень важно, что во многих случаях вместе с видами *Prionotrichon* встречается и *Arabis fruticulosa* (Монголия, Восточный Казахстан, Таджикистан, Афганистан). И именно этой гипотезой снимаются все мало-мальски существенные различия в признаках опушения и положении зародышевого корня между родами *Rhammatophyllum* и *Prionotrichon*. В самом деле, тип двуконечного опушения без дополнительных щетинок или лучиков и тип двуконечного опушения с дополнительными щетинками или лучиками — в равной мере промежуточны между звездчатым опушением азиатских *Arabis* s. str., и в том числе *A. fruticulosa*, и мальпигиевым опушением *Erysimum* (особенно форм с преобладанием двуконечных волосков). Положение же зародышевого корня в группе, возникшей гибридогенно, и должно быть неустойчивым, что мы и наблюдали.

Таким образом, следует объединить роды *Rhammatophyllum* и *Prionotrichon*, что формально проводится ниже.

Rhammatophyllum O. E. Schulz, 1933, Feddes Repert. sp. nov., 33 : 190. — *Mitophyllum* O. E. Schulz, 1933, Notizbl. Bot. Gart. Muz. Berlin, 11(109) : 872 non Greene 1904. — *Prionotrichon* Botsch. et Vved., 1948. Бот. Мат. Герб. Инст. бот. зоол. АН УзССР, 12 : 8. — *Koeiea* Rech. f., 1957, Anzeig. Akad. Wiss. (Wien), 7 : 2.

Цветки в соцветиях, полуоткрытые. Чашелистики без мешочковидных расширений в основании и без колпачка на верхушке. Лепестки молочно-белые, реже желтоватые, розоватые или сиреневые, с хорошо выраженным ноготком и расширенной пластинкой без резко выраженного отгиба. Тычинки свободные, тычиночные нити слегка расширенные посередине, без придатков. Завязь сидячая. Стручки линейные, плоские, прямые или слегка скрученные, между семенами обычно перетянутые и бугорчатые с одной—тремя продольными жилками. Столбик развит, хотя нередко — короткий. Рыльце слегка двулопастное, но без расхождения лопастей. Перегородка стручка без ясно выраженного тяжа, эпидермис перегородки с прямоугольными клетками, обычно несколько вытянутыми в ширину, реже значительно вытянутые поперек. Семена однорядные, практически без окаймления, реже с узким окрылением без верхушки. Зародыш краекорешковый, косокорешковый, редко — спинокорешковый.

Полукустарники и полукустарнички, с простыми цельнокрайними листьями, густо опушенные. Опушение смешанное, с преобладанием двулучевых тонких мягких волосков с дополнительными щетинками или лучиками или без них.

Typus: *Rh. pachyrhizum* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz.

1. *Rh. pachyrhizum* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz, 1933, Feddes Repert. sp. nov., 33 : 190. — *Arabis pachyrhiza* Kar. et Kir., 1842, Bull. Soc. Nat. Mosc., 15(1) : 145; N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 186. — *Hesperis pachyrhiza* (Kar. et Kir.) Trautv., 1860, Bull. Soc. Nat. Mosc., 33(1) : 112. — *Erysimum pachyrhizum* (Kar. et Kir.) Kuntze, 1891, Rev. Gen.: 933. — *Mitophyllum pachyrhizum* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz, 1933, Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin, 11(109) : 872. — *Rh. frutex* Botsch. et Vved., 1952, Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. Uzbek., 13 : 9. — *Rh. krascheninnikovii* A. Vassil., 1969, Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. Kasach., 6 : 25. — *Arabis pachyrhiza* Kar. et Kir. var. *brevifolia* N. Busch., 1939, Фл. СССР, 8 : 186.

Typus: In lapidosis montis Bischtas inter munimentum Ajagus et rivulum Donsyk jacentis. (Sub finem Maji jam omnino deflorata). Leg. Karelin et Kiriloff a. 1841, N 65 (1193). [LE].

Isotypi: [LE, MW].

2. Rh. erysimoides (Kar. et Kir.) Kamelin comb. nov. — *Arabis erysimoides* Kar. et Kir., 1842, Bull. Soc. Mosc., 15 : 145; N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 186. — *Prionotrichon erysimoides* (Kar. et Kir.) Botsch. et Vved., 1948, Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. Uzbek., 12 : 8.

Typus: In argillosis desertorum Songoriae inter rivulos Tschulak et Ai. Junio 1841, fl. et fr. Leg. Karelin et Kiriloff, N 66 (1192). [LE].

3. Rh. pseudoparrya (Botsch. et Vved.) Kamelin comb. nov. — *Prionotrichon pseudoparrya* Botsch. et Vved., 1848, Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. Uzbek., 12 : 8. — *Arabis erysimoides* Kar. et Kir. var. *velutina* N. Busch nom. nud. in herb.

Typus: Алайский хребет. На сцементированных осыпях по правому берегу р. Кызылсу, выше кишл. Сарыгуй, 10.09.1927, И. А. Райкова, № 1563 [TAK].

4. Rh. afghanicum (Rech. f.) Kamelin comb. nov. — *Koeiea afghanica* Rech. f., 1954. Anzeig. Akad. Wiss. (Wien), 7 : 3. — *Prionotrichon afghanicum* (Rech. f.) Botsch. 1966, Nov. Syst. Plant. Vasc. (Leningrad), 3 : 125.

Typus: Afghanistan, Band-i-Amir, 2800 m, 19.08.1948. M. Koie (Koeie), N 2845 [W].

Isotypus: [C].

5. Rh. gaudanense (Litw.) Kamelin comb. nov. — *Erysimum gaudanense* Litw., 1902. Тр. Бот. Муз. Акад. Наук, 1 : 33. — *Prionotrichon gaudanense* (Litw.) Botsch., 1966, Nov. Syst. Plant. Vasc. (Leningrad), 3 : 125.

Typus: Turcomania. In decliivis herbosis montium pr. Gaudan, 28.04.1898. D. Litwinow, N 518 [LE].

6. Rh. kamelinii (Botsch.) Kamelin comb. nov. — *Prionotrichon kamelinii* Botsch., 1987, Nov. Syst. Plant. Vasc. (Leningrad), 24 : 98.

Typus: [Монгольская Народная Республика]. Монгольский Алтай, ущелье р. Улястыйн-Гол в бассейне р. Булган-Гол, правобережные притоки в верховьях, 10.07.1984, цв. и мол. пл., Р. Камелин, Ш. Дариймаа [LE].

Как упоминалось выше, возможно, что к этому роду относятся еще два вида из Афганистана, но в связи с отсутствием в нашем распоряжении материала по ним вопрос о родовой их принадлежности остается открытым. Настоятельно необходимы и исследования кариотипов видов рода, а также наблюдения в популяциях на массовом материале за изменчивостью признаков опушения, цвета венчиков, длины столбика и формы рылец, а также типа зародыша.

Общий ареал этого гибридогенного рода весьма велик, виды рода в южной части ареала распространены резко дизъюнктивно. Несомненно, что возраст рода в целом должен быть весьма почтенным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Новые растения из Средней Азии // Бот. матер. Гербария Института ботаники АН УзССР. 1952. Вып. 13. С. 3—18.

Бочанцев В. П. Критические заметки о крестоцветных. 5 // Нов. сист. высш. раст. 1966. Т. 3. С. 122—139.

Бочанцев В. П. О роде *Prionotrichon* Botsch. et Vved. // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 96—100.

Бочанцев В. П., Введенский А. И. Новые крестоцветные из Средней Азии // Бот. матер. Гербария Института ботаники и зоологии АН УзССР. 1948. Вып. 12. С. 3—12.

Буш Н. А. Arabis L. // Флора СССР. 1939. Т. 8.

Васильева А. Н. Роды 24—25. *Prionotrichon* Botsch. et Vved., *Rhammatophyllum* O. E. Schulz // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. 1969. Т. 1. С. 435.

Камелин Р. В. Заметки о крестоцветных (*Cruciferae*) Сибири и Монголии. Род *Stevenia* // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 65—78.

Набиев М. М. Роды *Prionotrichon* Botsch. et Vved., *Rhammatophyllum* O. E. Schulz // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры / Под рук. А. И. Введенского. 1974. Т. 4. С. 88—90.

Schulz O. E. Eine neue Cruciferen — Gattung in Mittelasien // Notizblatt Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem, 1933. Band 11. B. 109. S. 872—873.

SUMMARY

As a result of monographical investigation, the genera *Rhammatophyllum* O. E. Schulz and *Prionotrichon* Botsch. et Vved. are united. Both the genera resulted from remote hybridization between ancestral types of some Asian *Arabis* and probably ancestral *Erysiminae*. The united genus *Rhammatophyllum* consists of 6 species. Map of species ranges is given.

УДК 582.683.2 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© В. И. Дорофеев

MORICANDIA (*CRUCIFERAE*) — НОВЫЙ РОД ДЛЯ ФЛОРЫ КАВКАЗА, ТУРЦИИ И СРЕДНЕЙ АЗИИ

V. I. DOROFEYEV. *MORICANDIA* (*CRUCIFERAE*), A NEW GENUS FOR THE FLORA OF CAUCASUS, TURKEY AND MIDDLE ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 31.01.2002

Рассмотрено систематическое положение 4 видов средиземноморского рода *Moricandia* (*Cruciferae*), распространенных в западной части Ирано-Туранской флористической области. Расширены представления о границе распространения рода в восточной и северо-восточной частях ареала.

Ключевые слова: *Moricandia*, *Cruciferae*, новый для флоры род, Кавказ, Турция, Средняя Азия, новые комбинации.

Род *Moricandia* DC (tribus *Brassiceae*) насчитывает около 20 видов и имеет ареал, включающий южную часть Древнего Средиземья. Представители рода распространены в Европе от Испании и Италии, через Северную Африку, Синай, Палестину и Южный Иран до Пакистана в Азии, преимущественно в аридных, относительно низкогорных областях.

Представители рода отличаются большим разнообразием жизненных форм от однолетников до полукустарничков. Это голые или, реже, покрытые мелкими сосочковидными или мелкими редкими шиповидными волосками растения. Практически все виды на наружной эпидерме несут восковой налет. Нижние стеблевые листья черешковые, средние и верхние стеблевые листья цельнокрайные, стеблеобъемлющие. Цветки сиреневато-розоватые, реже желтые. Чашелистики прямостоячие, одна пара чашелистиков в основании мешковидно расширена, а другая на верхушке имеет слабо или сильно выраженный шлемовидный вырост. Лепестки различной величины с хорошо обозначенной границей между отгибом и ноготком или без заметной границы между ними. Завязь с конусовидным (низбегающим) рыльцем, лопасти которого прирастают друг к другу своими пыльцеприемными сторонами. Плод — уплощенный стручок с плосковатыми, слегка бугорчатыми створками. На створках многих видов по всей длине или иногда только в основании достаточно четко видна центральная жилка, окруженная сетью боковых. Столбик при плодах остается заметным, мясистым, часто со слегка расширенной средней или верхней частью. Семена одно-, двурядные; зародыш кососпинкокорешковый. Эпидермис семенной кожуры слабо ослизняющийся.

Все перечисленные признаки показывают, что на Кавказе встречаются 2 вида рода *Moricandia*. Они отмечены в Восточном и Южном Закавказье (Грузия, Армения и Азербайджан). Один из них — *M. meyeri* (Boiss.) V. I. Dorof. со времени описания не имел четкого положения в системе крестоцветных. Второй — *M. perfoliata* (C. A. Mey.) V. I. Dorof. по строению стеблевых листьев, цвету лепестков и по характеру покровов всего растения до настоящего времени рассматривался в составе рода *Conringia* (*C. clavata*) с приоритетным названием *C. perfoliata*.

В ходе географической ревизии выяснилось, что род *Moricandia* представлен в Турции (*M. crenulata* и *M. perfoliata*) и на Кавказе (*M. meyeri* и *M. perfoliata*) двумя видами, а в Средней Азии — одним видом *M. perfoliata*.

Ниже приводятся 4 новые комбинации в роде *Moricandia*.

Moricandia DC, 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 626.
Lectotypus: *M. arvensis* (L.) DC. (Maire, 1967).

1. **Moricandia meyeri (Boiss.) V. I. Dorof. comb. nov.** — *Malcolmia meyeri* Boiss., 1842, Ann. Sci. Nat. (Paris), Ser. 2, 17 : 71. — *Wilckia meyeri* (Boiss.) Woronow, 1916,

in Woronow et Schelk. Sched. Herb. Fl. Cauc. 7 : 55. — *W. crenulata* (C. A. Mey.) Grossh., 1930, Фл. Кавк. 2 : 215. — *Maresia meyeri* (Boiss.) Dvořák, 1972, Feddes Repert. 83, 4 : 272. — *Zuvanda meyeri* (Boiss.) Askerova, 1985, Бот. журн. 70, 4 : 523. — *Strigosella meyeri* (Boiss.) V. I. Dorof., 1994, Бот. журн. 79, 5 : 103. — *Hesperis crenulata* auct. non DC.: C. A. Mey., 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 187.

Описан из Талыша: «In glareosis ad rivos, alt. 4000—5000′, C. A. Mey., Hohen.». Typus: «Caucasus, Hohenacker» (LE!).

Распространение: Азербайджан (ВК: Кубин.; ЮЗ: Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.), Армения (ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан.).

Эндемик.

Географическое распространение приводится по районам, принятым в работе Ю. Л. Меницкого (1991).

Как показывает довольно богатый перечень синонимов, данный вид исследователи относили к 7 разным родам (Дорофеев, 1994). Он имеет морфологические черты, как сближающие его с представителями кавказских родов, так и показывающие его своеобразие.

Р. К. Аскерова (1985) отнесла его к новому роду *Zuvanda* (Dvořák) Askerova на основе *Maresia* Pomel subgen. *Zuvanda* Dvořák (1972, Feddes Repert. 83, 4 : 271), четко указав, что он «морфологически и географически отличается от двух других видов» рода. Dvořák (1972), так же как и большое число других ботаников, отмечал своеобразие *M. meyeri* среди группы близких родов *Malcolmia* R. Br., *Strigosella* Boiss. и *Maresia* Pomel. Единственное, что не подвергалось сомнению всеми упомянутыми исследователями — это объем данного вида.

Кроме *M. meyeri* к роду *Moricandia* должны быть отнесены 2 желтолепестковых вида (*M. perfoliata, M. exacoides*) и 1 вид (*M. crenulata*), подобно *M. meyeri*, с сиреневато-розовыми лепестками.

2. **M. perfoliata (C. A. Mey.) V. I. Dorof. comb. nov.** — *Sisymbrium perfoliatum* C. A. Mey., 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 188. — *Conringia perfoliata* (C. A. Mey.) N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 497. — *Conringia clavata* Boiss., 1842, Ann. Sci. Nat. (Paris), Ser. 2, 17 : 84.

Описан из Азербайджана: «In montibus Talüsch prope pagum Swant (alt. 670 hexap.)». Typus (Hedge, 1968 : 61) : «Talüsch prope Swant, C. A. Mey., LE».

Распространение: Грузия, Азербайджан, Армения, Турция, Иран, Ирак, Афганистан, Туркменистан, Узбекистан, Кыргызстан (Киргизия), Казахстан.

Имеет характерное для *Moricandia* утолщение носика и конусовидное (низбегающее — stigma decurrens) рыльце.

3. **M. exacoides (DC.) V. I. Dorof. comb. nov.** — *Sisymbrium exacoides* DC., 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 463. — *Malcolmia exacoides* (DC.) Spreng. 1823, Syst. Veg. ed. 16, 2 : 899. — *Maresia exacoides* (DC.) Dvořák, 1972, Feddes Repert. 83, 4 : 272. — *Zuvanda exacoides* (DC.) Askerova, 1985, Бот. журн. 70, 4 : 524. — *Conringia nana* Boiss. et Kotschy, 1856, in Boiss. Diagn. Pl. Or. Ser. 2, 5 : 25. — *Malcolmia conringioides* Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 230.

Описан из Ливана: «in Libano loco dicto Zalle (Labillardiere)». Typus (Аскерова, 1985 : 524) : «In Libano loco dicto, Zaale, Labillardiere» (G).

Распространение: Палестина, Сирия, Ливан, Ирак.

Все морфологические признаки — строение плода, столбика и листа — достаточно хорошо демонстрируют правильность нового положения этого вида.

4. **M. crenulata (DC.) V. I. Dorof. comb. nov.** — *Hesperis crenulata* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 456. — *Malcolmia crenulata* (DC.) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 229. — *Maresia crenulata* (DC.) Dvořák, 1972, Feddes Repert. 83, 4 : 272.

Описан из Сирии или Ирака: «in Oriente inter Alep et Mossul (Olivier)». Typus (Rechinger, 1968 : 265) : «Iter Aleppo et Mosul, Olivier» (P).

Распространение: Палестина, Сирия, Ирак, Иран.

Имеет типичное для рода *Moricandia* сбежистое или конусовидное рыльце и утолщенный в средней или верхней части носик.

Благодарности

Статья выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49198).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскерова Р. К. *Zuvanda* — новый род семейства *Brassicaceae* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 4. С. 522—524.

Дорофеев В. И. Новые данные о крестоцветных Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 102—104.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Dvořák F. On the characters of the genus *Malcolmia* R. Br. // Feddes Repert. 1979. Bd 81. Hf 6—7. S. 387—416.

Hedge I. Tribus *Brassiceae* / Rechinger K. H. (ed.). Flora Iranica. Graz, 1968. N 57. P. 33—61.

Maire R. Flore de l'Afrique du Nord. Vol. 13 // Encycl. Biol. Paris, 1967. Vol. 68. P. 3—365.

Rechinger K. H. Tribus *Hesperideae* // Flora Iranica. Graz, 1968. N 57. P. 251—308.

SUMMARY

Moricandia DC. (*Cruciferae*) is a new genus for the flora of the Caucasus, Turkey and the Middle Asia. Examination of herbarium collections of Komarov Botanical Institute has demonstrated that 4 new species should be included in the genus: *M. meyeri* (Boiss.) V. I. Dorof. comb. nov., *M. perfoliata* (C. A. Mey.) V. I. Dorof. comb. nov., *M. exacoides* (DC.) V. I. Dorof. comb. nov. and *M. crenulata* (DC.) V. I. Dorof. comb. nov. All these species have the same morphological peculiarities (uninerved valves, incrassate rostrum, conical stigmas, auriculate cauline leaves, the whole plant glabrous) as can be found in other species of the genus *Moricandia*.

УДК 582.669.2 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© Г. А. Лазьков

НОВЫЕ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА *CARYOPHYLLACEAE*

G. A. LAZKOV. NEW SPECIES OF *CARYOPHYLLACEAE*

Биолого-почвенный институт НАН КР, Лаборатория флоры, гербарий (FRU)
Бишкек
Поступила 30.04.2002

Описаны новые виды *Silene subtenella* из Ирана, близкий к *S. tenella*, и *Dianthus pavlovii* из Средней Азии.

Ключевые слова: *Caryophyllaceae, Silene, Dianthus*, новые виды, Иран, Средняя Азия.

Обработка коллекций рода *Silene*, собранных в Иране и хранящихся в гербариях Королевского ботанического сада (K) и Венском музее естественной истории (W), позволила выявить новый вид этого рода. Габитуально данный вид напоминает *S. tenella* C. A. Mey., который был описан из Талыша и встречается также в Иране. Нами был выявлен лишь один пункт произрастания этого вида в северном Иране, не приведенный в обработке V. Melzheimer (1988) во «Flora Iranica»: «Mazanderan, Haraz valley, between Siah and Aliabad, 36°12′ N., 52°18′ E., C. 1500 m alt., N 616, 10 V 1959, P. Wendelbo» (LE). Цитированное Melzheimer местонахождение вида в северном Иране из Горгана относится к новому описываемому виду. Основное

различие между обоими видами заключается в длине чашечки, которая у *S. tenella* не превышает 14—16 мм, а у нового вида достигает 20 мм. Нами исследовано большое количество образцов *S. tenella* из Талыша. Длина чашечки у этого вида оказалась постоянным признаком. По-видимому, столь же константен этот признак и у растений из Горгана. Хотя в нашем распоряжении имелось только 2 гербарных листа нового вида, однако части растений, наклеенные на них, явно относятся к разным экземплярам, так как одни из них уже плодоносят, другие только начинают цвести. Другим отличительным признаком является меньшая опушенность ноготков и тычиночных нитей у растений из Горгана. Эти признаки наряду с некоторой разобщенностью ареалов позволяют выделить эти растения в качестве самостоятельного вида.

Silene subtenella Lazkov sp. nov. — Planta perennis, laxe caespitosa, caulibus sterilibus abbreviatis et floriferis elongatis, numerosis. Caules floriferi 20—25 cm alt., erecti, inferne asperi, superne glabri, viscidi. Folia ad 4 cm lg., 0.8—1 mm lt., linearia, aspera, falcata, glauca. Inflorescentia racemosa. Bracteae 3 mm lg., lanceolatae, late-albo-marginatae. Pedicelli 3—5 mm lg., glabri. Calyx 20 mm lg., 2.5—3 mm lt., tubulosus, glaber, subcoriacus, secus nervos violaceus, dentibus late ovatis, obtusiusculis, late albo-marginatis, margine ciliatis. Petala 14—16 mm lg., limbo 5—6 mm lg., in lobos 3 mm lg. elongatos dissecto, paracorollae lobis nullis, ungue 9—10 mm lg., oblongo, margine ciliato. Filamenta et styli basi ciliati. Carpophorum 0.8—1 cm lg., pilosum. Capsula immatura 1 cm lg., 0.5 cm lt., ovoidea. Semina ignota.

Typus: «Persia borealis, Gorgan, in montibus Almeh borealis, 2100 m s. m., N 53182, 9 VI 1975, J. Renz» (K!, iso. W!). (Vide Figure).

Affinitas. A *S. tenella* C. A. Mey. calycibus longioribus 20 mm lg. (nec 14—16 mm lg.) differt.

Многолетнее рыхлодерновинное растение с многочисленными укороченными вегетативными и удлиненными цветоносными побегами. Цветоносные стебли 20—25 см дл., прямые, снизу шероховатые, в верхней части голые, клейкие. Листья до 4 см дл., 0.8—1 мм шир., шероховатые, серповидно изогнутые, сизые. Соцветие кистевидное. Прицветники 3 мм дл., ланцетные, широко белоокаймленные. Цветоножки 3—5 мм дл., голые. Чашечка 20 мм дл., 2.5—3 мм шир., трубчатая, голая, почти кожистая, вдоль жилок фиолетовая, с широкояйцевидными, туповатыми, широко белоокаймленными, по краю реснитчатыми зубцами. Лепестки 14—16 мм дл., отгиб 5—6 мм дл., рассеченный на доли 3 мм дл., доли привенчика отсутствуют; ноготок 9—10 мм дл., продолговатый, по краю реснитчатый. Нити тычинок и столбики в основании реснитчатые. Карпофор 0.8—1 см дл., опушенный. Коробочка (незрелая) 1 см дл., 0.5 мм шир., яйцевидная. Семена неизвестны.

Тип: «Persia N., Gorgan, in montibus N Almeh, 2100 m, N 53182, 9 VI 1975, J. Renz» (K!, iso. W!). (См. рисунок).

Dianthus pavlovii Lazkov sp. nov. — *D. attenuatus* V. N. Pavlov ex Bajt. et Pavlov 1960, Фл. Казахст. 3 : 435, 426, таб. 45, рис. 7, nom. inval., non Smith. 1794. Planta perennis, basi suffruculosa. Caules floriferi 25—40 cm alt., erecti, simplices vel supra paulo ramosi, glabri. Folia linearia, 1—3 cm lg., 1—1.5 mm lt., trinervia, glabra, margine scabra. Flores apice caulis et ramorum solitarii, raro bini. Calyx 12—15 mm lg., 3—4 mm lt., cylindricus, superne attenuatus, dentibus 5—7 mm lg., lanceolatis, acutis, margine anguste membranaceis; squamae 4—6, coriaceae, obovatae, abrupte mucronatae, calycis 2—3-plo breviores. Petala 15—18 mm lg., alba; lamina 5—8 mm lg., 1—1.5 mm lt., anguste cuneata, apice attenuata, integerrima vel raro breviter laciniata, in unguem 10 mm lg. sensim attenuata.

Typus: «[Uzbekistan] Prov. Taschkent, distr. Bostandyk, [montes Tian-Schan occidentale], in curso medio fl. Ojgaing, in ripa dextra contra angustiae Kok-su in schistosis, 20 VIII 1958, N 74, V. N. Pavlov» (MW!, iso. TASH!).

Affinitas. A *D. darvazico* Lincz. petalorum laminis integris differt.

HERB. HORT. KEW.



R. H. RECHINGER, ITER IRANICUM IX, 1975

53182

Silene tenella C A Mey.

PERSIA: N Gorgan (Mohammad Reza Shah National Park) in montibus N Almeh, 2100 m

leg. J. RENZ

9 VI

Типовой образец *Silene subtenella* Lazkov.

Многолетнее растение, в основании одревесневающее. Цветоносные стебли 25—40 см выс., прямые, простые или в верхней части слегка ветвистые, голые. Листья 2—5 см дл., 1—1.5 мм шир., линейные, с тремя жилками, голые, по краям шероховатые. Цветки одиночные или редко по два на верхушках стеблей и веток. Чашечка 12—15 мм дл., 3—4 мм шир., цилиндрическая, в верхней части оттянутая, с зубцами 5—7 мм дл., ланцетными, острыми, по краям узкопленчатые. Прицветные чешуи в

числе 4—6, кожистые, обратнояйцевидные, на верхушке внезапно переходящие в короткое острие, в 2—3 раза короче чашечки. Лепестки 15—18 мм дл., белые; пластинка 5—8 мм дл., 1—1.5 мм шир., цельная или редко коротколопастная, постепенно оттянутая в ноготок 10 мм дл.

Тип: «[Узбекистан], Ташкентская обл., Бостандыкский р-н, среднее течение р. Ойгаинг, щебнистая осыпь на правом берегу против ущ. Кок-су, на сухих местах, 20 VIII 1958, N 74, В. Павлов» (MW!, iso. TASH!).

Паратипы (Paratypi): «Зап. Тянь-Шань, [Узбекистан], Ташкентская обл., Бостандыкский р-н, Пскемский хребет, низовья ущ. Баркрак-сай (долина р. Ойгаынг), на каменистом склоне близ дороги, 7 VIII 1959, N 2, В. Павлов (LE); КазССР, Ю.-Казахст. обл., Бостандык, среднее течение р. Майдантал, щебнистый склон долины в 3 км ниже ущ. Аю-тюр, 6 VII 1954, N 415, В. Павлов (MW); Киргизия, Чаткальский хребет, Беш-Аральский заповедник, левобережье р. Чаткал, левый берег р. Катта-Кумбель близ устья, арчевник, 16 VI 2001, Лазьков (LE, FRU); там же, между перев. Чеп-Таш и р. Алым-сай, 17 VI 2001, он же (LE, FRU); Кек-Суйский хребет, правобережье р. Чаткал, между реками Кюрюч-Коргон и Исфара-Сай, 19 VI 2001, он же» (LE, FRU).

Родство. От *D. darvazicus* Lincz. отличается цельными пластинками лепестков.

Данный вид был описан в 1960 г. как *D. attenuatus* V. N. Pavlov ex Bajt. et Pavlov. При обнародовании в протологе (Байтенов, Павлов, 1960) в качестве типа были указаны 2 различных образца: «Typus sp. Uzbekistan, distr. Bostandyk, montes Tian-Schan occidentale, in valle fl. Maidantal, 6 VII 1954, fl. et Ojgaing, 20 VIII 1958, fl. et fr. immat. leg. V. N. Pavlov. In Herb. Universitatis Mosquensis conservatur, cotypus in herb. Univers. Asiae Mediae, urb. Taschkent». Это противоречит статье 37. 1—2 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (Грейтер и др., 2001), согласно которой: «...с 1 января 1958 года обнародование нового таксона в ранге рода или ниже рода является действительным только в том случае, когда указывается тип названия». Кроме того, эпитет «*attenuatus*» уже был использован в роде *Dianthus*, поэтому его невозможно сохранить. Название нового вида дано в честь выдающегося российского ботаника В. Н. Павлова. В последнее время этот вид был найден в Киргизии (Лазьков, Кенжебаева, 2002).

Благодарности

Выражаю благодарность И. А. Губанову (МГУ) за возможность ознакомиться с типовыми образцами *Dianthus attenuatus*, а также S. Zmarzty (Kew) за присланные образцы *Silene*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтенов М. С., Павлов Н. В. Сем. Гвоздичные — *Caryophyllaceae* // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1960. Т. 3. С. 328—433.

Грейтер В., Мак-Нил Дж., Барри Ф. Р. и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс). (Пер. с англ. Т. В. Егоровой). СПб., 2001. 210 с.

Лазьков Г. А., Кенжебаева Н. В. О новых и редких видах для флоры Киргизии // Новости систематики высших растений. 2002. Т. 34. С. 253—255.

Melzheimer V. Silene // Flora Iranica. Graz, 1988. N 163. P. 341—508.

SUMMARY

A new species of genera *Silene* L. and *Dianthus* L., namely *Silene subtenella* Lazkov related to *S. tenella* C. A. Mey. and *Dianthus pavlovii* Lazkov are described from Iran and Middle Asia respectively.

УДК 582.572 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© М. В. Баранова, Е. В. Мордак

К СИСТЕМАТИКЕ И БИОМОРФОЛОГИИ РОДА *BARNARDIA* (*HYACINTHACEAE*)

M. V. BARANOVA, E. V. MORDAK. ON TAXONOMY AND BIOMORPHOLOGY OF THE GENUS *BARNARDIA* (*HYACINTHACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.06.2002

Даны краткая таксономическая характеристика рода *Barnardia* и вида *B. japonica* (=*Scilla scilloides*), а также сведения об их ареалах. Приводятся данные о цитотипическом составе вида *B. japonica* и обсуждаются некоторые вопросы его происхождения. Детально исследованы структура вегетативных органов и их онтогенез.

Ключевые слова: *Barnardia*, *B. japonica*, Восточная Азия, таксономия, структура луковицы, морфогенез, онтогенез.

Род *Barnardia* Lindl., описанный в 1826 г., включал один восточноазиатский вид *B. scilloides* Lindl. G. Bentham (1866) отнес это название в синонимы *Scilla chinensis* Benth., обратив внимание на то, что «облик и основные признаки *S. chinensis* точно такие же, как у *S. parviflora* Desf. (= *S. numidica* Poir.)», описанной в 1836 г. из Алжира и в том же году выделенной в род *Stellaris* Steinh. J. Baker (1873) в монографии рода *Scilla* в ключе для определения видов подрода *Euscilla* объединил под тезой: «Семязачатки одиночные (*Barnardia*)» 3 вида: *S. chinensis* Benth., *S. japonica* Baker и *S. numidica* Poir. Позднее роды, включенные Baker в род *Scilla*, такие, например, как *Ledebouria*, *Drimia*, *Endymion* (= *Hyacinthoides*), были восстановлены. В настоящее время восстановлен и род *Barnardia* (Speta, 1986, 1998).

Во «Флоре СССР» А. А. Гроссгейм (1935) рассматривал *Barnardia* в ранге секц. *Barnardia* (Lindl.) Grossh. рода *Scilla*, включив в нее дальневосточный вид *S. japonica* (Thunb.) Baker. Позднее это название было заменено на *S. scilloides* (Lindl.) Druce, а секция получила приоритетное в роде *Scilla* название *Stellaris* (Steinh.) Batt. (Мордак, 1971). Приводим номенклатурные цитаты, относящиеся к роду *Barnardia* и к виду *B. japonica*.

Род *Barnardia* Lindl., 1826, in Edwards's Bot. Register, 12 : t.1029; Speta, 1986, Linzer Biol. Beitr. 18, 2 : 401; id. 1998, Phyton (Austria), 38, 1 : 96; Xinqi a. Tamura, 2000, in Fl. China, 24 : 203. — *Stellaris* Steinh., 1836, Ann. Sci. Nat. (Paris) ser. 2, 6 (Bot.): 286. — *Scilla* subgen. *Euscilla* Baker, 1870, Refug. Bot., App.: 5, p.p.; id. 1873, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 13 : 228, p.p. — *Scilla* sect. *Stellaris* (Steinh.) Batt., 1884, in Batt. et Trab. Fl. d'Alger (Monocot.): 160; Мордак, 1971, Бот. журн. 56, 10 : 1455, «*Stellares*». — *Scilla* sect. *Barnardia* (Lindl.) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 372.

Тип: *B. scilloides* Lindl. (= *B. japonica* (Thunb.) Schult. et Schult. fil.).

Мы полагаем, что в роде существуют 2 вида (Мордак, 1971; Xinqi, Tamura, 2000), а не 8, как считает F. Speta (1998), который принимает в качестве самостоятельных еще 6 видов, названия которых Ch. Xinqi и M. Tamura (2000) синонимизировали с *B. japonica*. Один из них — *B. japonica* — является эндемиком Восточноазиатской флористической области, другой — *B. numidica* (Poir.) Speta — эндемиком Средиземноморской флористической области (Южносредиземноморская и Балеарская провинции, согласно А. Л. Тахтаджяну (1978)). Интересно отметить, что *B. numidica*, давно известная и достаточно обычная в Северной Африке (север Алжира и Туниса, северо-запад Ливии) (Maire, 1958), сравнительно недавно обнаружена в Испании на о-ве Ивиса, самом южном в гряде Балеарских островов (D'Arellano, Torres, 1981).

Baker (1873) и Гроссгейм (1935) считали определяющим признаком *Barnardia* наличие одного семязачатка в каждом гнезде завязи. Однако Xinqi, Tamura (2000) приводят для *B. japonica* 1 или 2 (или 8—10) семязачатков в каждом гнезде завязи.

B. japonica (Thunb.) Schult. et Schult. fil., 1829, in Roem. et Schult. Syst. Veg. 7 : 555; Speta, 1998, Phyton (Austria), 38, 1 : 97; Xinqi a. Tamura, 2000, in Fl. China 24 : 203. — *Ornithogalum japonicum* Thunb. 1784, in Murray, Syst. Veg., ed. 14 : 328. — *Barnardia scilloides* Lindl., 1826, in Edwards's Bot. Register, 12 : t.1029. — *Scilla japonica* (Thunb.) Baker, 1873, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 13 : 233; Гроссг., 1935, во Фл. СССР, 4 : 372. — *S. scilloides* (Lindl.) Druce, 1917, Rep. Bot. Exch. Club. Brit. Isl., 1916 : 646; Ohwi, 1953, Fl. Jap.: 310; id. 1965, l.c.: 293; Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост., 123; Мордак, 1971, Бот. журн. 56, 10 : 1455; Баркалов, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 375.

Описан из Японии.

Россия: Приморский край, юг Хасанского р-на (?). Общ. распр.: Китай (Центр. и Вост.), п-ов Корея, Япония.

На территории России было известно одно местонахождение *B. japonica* на юге Хасанского р-на в Приморском крае, на р. Тумын-Ган, на лугах с песчаной почвой, сборы М. Черской, 1913 г. и З. Валовой, 1960 г. (Валова, 1964). Последующие поиски не дали результатов, и вид получил статус «О (Ex.)», по-видимому, исчезнувшего (Баркалов, 1988). Местообитание *B. japonica* на территории России оказалось в неблагоприятных условиях для вида, так как резкий отпечаток на растительность этого района, как отмечает З. Г. Валова (1964), накладывают частые осенние и весенние палы, пастьба скота и другие антропогенные факторы.

Биоморфология *Barnardia japonica*

Восстанавливая род *Barnardia*, F. Speta (1986) выделил комплекс признаков, отличающих его от рода *Scilla* s. str. Наряду с традиционными, он привлек признаки строения луковицы: число годичных циклов — (2) 3 (4), обозначил на схеме число листовых органов в каждом цикле.

Наблюдая за *Barnardia japonica* в коллекции луковичных растений Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в течение ряда лет, мы обратили внимание на своеобразие ритма сезонного развития растений, который отличался как от представителей рода *Scilla*, так и рода *Prospero*. Это послужило основанием для более детального изучения структуры вегетативной сферы *Barnardia japonica* и динамики ее формирования. Вместе с тем был прослежен жизненный цикл растения и выявлены особенности каждого возрастного периода.

Исследование проведено на живых растениях коллекции открытого грунта. Растения были выращены из семян, полученных из ботанических садов Японии и Южной Кореи за период с 1981 по 1999 г. Для получения дополнительных данных были привлечены гербарные сборы, хранящиеся в Гербарии БИН (LE).

Barnardia japonica — многолетнее луковичное растение, с узкими (0.6—0.8 см) линейными листьями в числе 6—8, собранными в приземную розетку. Стрелка до 40 см выс. несет кисть с многочисленными мелкими розовато-сиреневыми (реже белыми) цветками. Луковица удлиненно-яйцевидная (3—4.5 см дл., 2—2.6 см шир.), полутуникатная. Основание донца часто оголено и имеет вид ортотропного корневища. Корневая система придаточная; корни многолетние, ветвящиеся в серединной и апикальной части (рис. 1).

Климатические условия района произрастания *B. japonica* (муссонный тип климата) выработали особый феноритмотип с двумя периодами вегетации в течение года — весенне-летним и осенним с осенним сроком цветения, с кратким летним и длительным зимним периодами покоя (рис. 2).

В С.-Петербурге в период весенне-летней вегетации листья *B. japonica* функционируют с конца апреля до конца июля. Затем растение вступает в период летнего

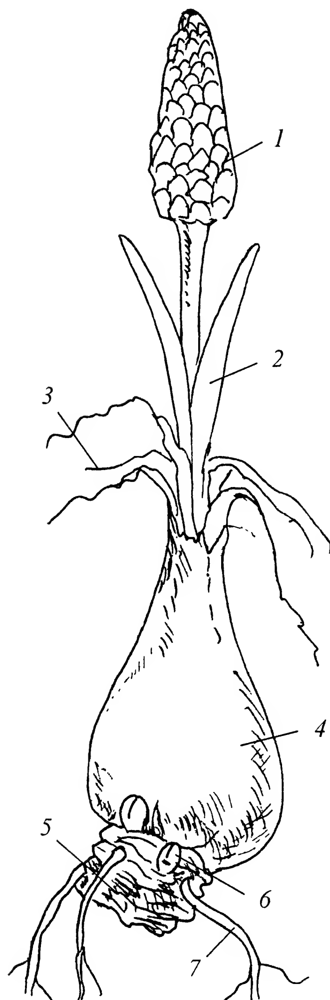


Рис. 1. *Barnardia japonica* в период осенней вегетации (август).

1 — соцветие; *2* — листья осенней вегетации; *3* — сухие листья весенне-летней вегетации; *4* — луковица; *5* — резид — осевая часть побегов (донца) прошлых генераций; *6* — пазушные почки; *7* — придаточные корни.

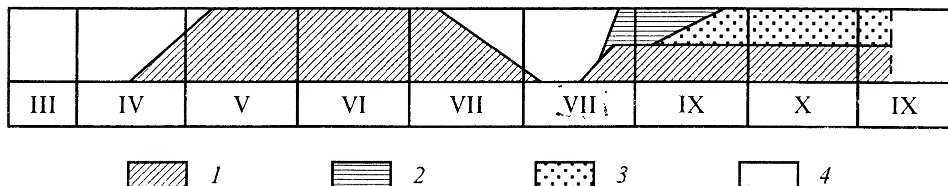


Рис. 2. Феноспектр *Barnardia japonica*.

1 — вегетация; *2* — бутонизация; *3* — цветение; *4* — период покоя.

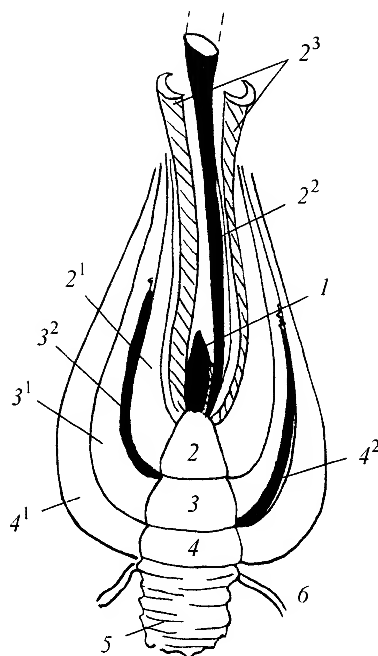


Рис. 3. Строение луковицы *Barnardia japonica* в период цветения — 09.2001 г. (схема).

1 — почка возобновления (будущий побег 2002 г.); *2* — ось побега (донце) 2001 г.; *2*^{1} — чешуи побега 2001 г.; *2*^{2} — стрелка побега 2001 г.; *2*^{3} — листья осенне-летней вегетации побега 2001 г.; *3* — ось побега (донце) 2000 г.; *3*^{1} — чешуи побега 2000 г.; *3*^{2} — сухой остаток стрелки 2000 г.; *4* — ось побега (донце) 1999 г.; *4*^{1} — чешуи побега 1999 г.; *4*^{2} — сухой остаток стрелки 1999 г.; *5* — осевая часть побегов прошлых генераций — резид; *6* — придаточные корни.

покоя. Он продолжается от нескольких дней до двух недель. В первой половине августа появляются молодые листья осенней вегетации и стрелка с плотной кистью. Цветение и осенняя вегетация длятся обычно с августа по октябрь и завершаются с наступлением заморозков. Примеры подобного феноритмотипа неизвестны среди других представителей сем. *Hyacinthaceae*, распространенных также в умеренных и субтропических областях. Подавляющее их большинство (как многие виды *Scilla*, *Ornithogalum*, *Muscari*, *Hyacinthella* и др.) весенние эфемероиды.

Динамика формирования и продолжительность жизни монокарпического побега. Взрослые особи *B. japonica* представляют собой систему монокарпических побегов, последовательно сменяющих друг друга. Каждый побег несет зеленые листья, присоцветный лист, стрелку, расположенные на оси-донце, и придаточные корни. После завершения вегетации влагалища листьев разрастаются и становятся запасающими чешуями луковицы. Луковица зрелого растения состоит из 18—24 незамкнутых чешуй, на 1/2 или 2/3 охватывающих луковицу. Чешуи принадлежат побегам трех последовательных генераций. Границами между ними служат остатки стрелок прошлых лет (рис. 3).

Ежегодно в луковице формируется один монокарпический побег. Он развивается в почке возобновления. Почка закладывается в мае в пазухе верхнего зачатка листа побега предшествующей генерации (рис. 4, *А*).

В первый год на апексе будущего побега в почке закладывается первый листовой цикл[1] из 5—6 листовых зачатков. Они закладываются непрерывно друг за другом с мая по июль. К концу июля их размер достигает 2—3 мм. С конца июля—начала августа наблюдается активный рост зачатков, и к концу октября из размер достигает

[1] Термин «листовой цикл» предложен Н. В. Шиловой (1988).

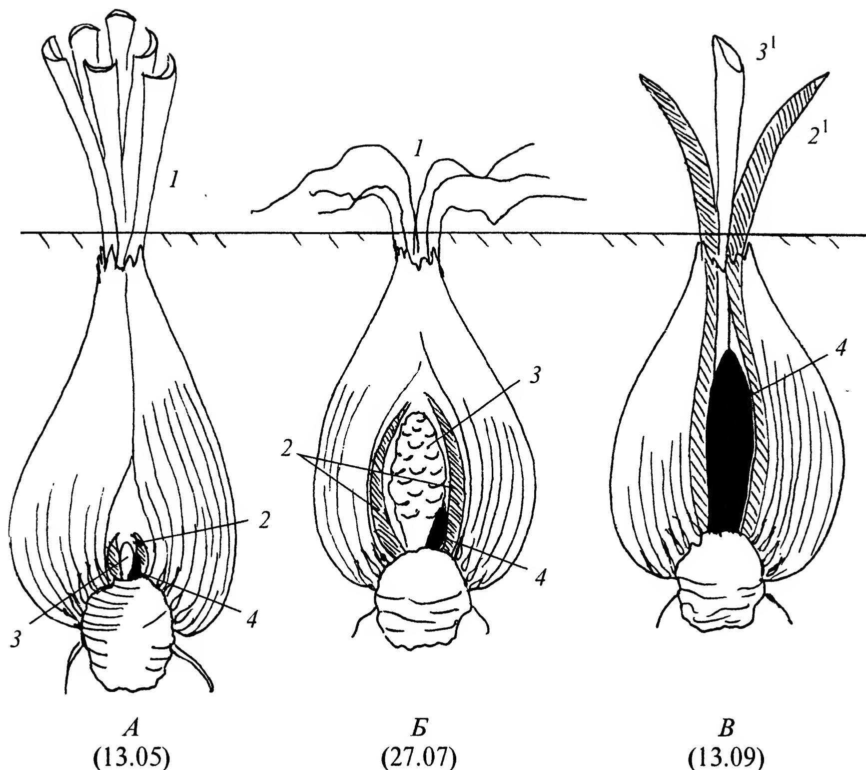


Рис. 4. Формирование монокарпического побега «n» порядка *Barnardia japonica* (схема).

А — весенняя вегетация 13.05; *1* — листья весенней вегетации; *2* — зачатки листьев осенней вегетации; *3* — зачаток соцветия; *4* — почка возобновления будущего побега «n+1» порядка; *Б* — конец весенне-летней вегетации 27.07; *1* — засохшие листья; остальные обозначения те же, что и на рис. 4, *А*; *В* — осенняя вегетация и цветение 13.09; *2*[1] — листья осенней вегетации; *3*[1] — стрелка соцветия; *4* — почка возобновления побега «n+1» порядка.

25—30 мм выс. У основания верхнего листа расположен апекс побега. Молодые листья светло-зеленые, но все они в этот период находятся в луковице. В такой стадии новый монокарпический побег пребывает в луковице до весны следующего года.

На следующий год, в конце апреля—начале мая начинается вегетация 5—6 листьев, сформированных в почке в предшествующем году. Они активно растут и вскоре их длина достигает 25—30 см.

Начало весенней вегетации совпадает по срокам с заложением на апексе в почке двух последующих листовых примордиев этого же монокарпического побега (второй листовой цикл) и соцветия. Уже к концу мая зачатки листьев в почке достигают 2—4 мм выс., а на конусе соцветия появляются валики брактей и бугорки будущих цветков. В пазухе верхнего листового зачатка закладывается новая почка возобновления — монокарпический побег следующей генерации.

Весенне-летняя вегетация заканчивается в конце июля (рис. 4, *Б*). Отмирание зеленых листовых пластинок начинается уже в конце июня, но проходит постепенно от верхушки листа к влагалищу, поскольку специализированный отделительный слой в листьях *Barnardia japonica* отсутствует. К концу весенне-летней вегетации в почке завершается дифференциация цветков в соцветии. После краткого периода летнего покоя начинается осенняя вегетация и цветение (рис. 4, *В*). Листья осенней вегетации (их обычно два) достигают длины не более 5—7 см и функционируют, как и стрелка, до первых заморозков. Следует заметить, что корневая система также характеризуется двумя периодами роста — весенним и осенним. Корни, как правило, функционируют в течение двух-трех лет.

Таким образом, формирование монокарпического побега *Barnardia japonica* продолжается 16—17 мес. Листья закладываются на нем двумя циклами с интервалом в 12 мес. Листья первого цикла до начала вегетации находятся в луковице в течение 12 мес, а последующие листья (листья второго цикла) и соцветия закладываются на 12 мес позже первых и пребывают в почке 3.5—4 мес до начала надземного роста. Осенняя вегетация и цветение начинаются после завершения весенне-летней вегетации и окончания летнего периода покоя. В общей сложности продолжительность вегетации *B. japonica* составляет около 6 мес. Среди растений коллекции отмечен экземпляр *Barnardia japonica*, у которого вегетация весенних листьев продолжается до осени без летнего периода покоя. Осенние листья у него не появляются. В литературе известны подобные примеры летнезеленых видов, неоднородных по признаку ритма сезонного развития (Степанов, 1968, 1971). Отсутствие осенних листьев, по-видимому, связано с формированием вместо них низовых чешуй, лишенных листовых пластинок.

После отмирания листовых пластинок влагалища листьев разрастаются и, как запасающие чешуи, пополняют состав луковицы. По мере формирования побегов последующих генераций запасающие чешуи побегов предшествующих генераций постепенно истощаются и «сдвигаются» к периферии луковицы, пока не оказываются снаружи в виде сухих пленчатых чешуй. Донце после отмирания чешуй, расположенных на нем, сохраняется у луковицы еще в течение 1—3 лет. Это многолетнее одревесневающее образование (резид) почти всегда (исключая молодые особи) видно на луковицах *B. japonica*. На резиде могут сохраняться корни и почки (рис. 1). В результате полный онтогенез монокарпического побега одной генерации составляет 3—4 года. За этот период проходит полное возобновление луковицы *B. japonica*.

Таким образом, *B. japonica* является поликарпическим растением с полутуникатной луковицей, представляющей собой систему симподиально сочлененных ортотропных побегов трех последовательных генераций с уникальным феноритмотипом.

Онтогенез. Изучение онтогенеза *Barnardia japonica* позволило проследить основные этапы жизненного цикла и выделить структурные и биологические особенности каждого возрастного состояния особи. Возрастные состояния приняты в соответствии с классификацией Т. А. Работнова (1950) и дополнениями О. В. Смирновой с соавт. (1976).

Семена *Barnardia japonica* черные, веретеновидные, 2.5—3 мм дл., без присемянника. В открытом грунте в условиях С.-Петербурга из-за позднего цветения семена у *B. japonica* не созревают; в закрытом грунте растения плодоносят. Они прорастают через 20—40 дней надземно. Проросток несет зеленую цилиндрическую семядолю и главный корень. Зародышевые структуры функционируют в течение первых двух—трех месяцев. Наряду с ними в первый год жизни формируется 1—2 листа и 2—3 придаточных корня. Листья имеют узкие линейные пластинки и замкнутые влагалища. Луковица в ювенильном возрастном состоянии к концу первого года жизни достигает 5—6 мм в диам.

На второй и третий год жизни растение формирует 2—5 листьев с незамкнутыми влагалищами. Луковица состоит из 3—5 чешуй, среди которых иногда присутствуют специализированные низовые чешуи. Среди тонких придаточных корней появляются утолщенные контрактильные корни (рис. 5). С их помощью луковица углубляется в почву. Возрастное состояние подобных особей можно определить как виргинильное.

Первое цветение наступает обычно на четвертый год. Единственное соцветие молодых генеративных растений занимает верхушечное положение, а новая почка возобновления — пазушное. У молодых генеративных особей закладывается одна почка возобновления; среди корней выделяются контрактильные.

Средневозрастные генеративные растения имеют наиболее крупные размеры луковиц, наибольшее число листьев и корней, растение достигает максимального развития. В этом возрастном состоянии в пазухах нижележащих чешуй луковиц могут закладываться почки. Они обычно остаются спящими и редко формируют луковицы-детки. Корневая система представлена преимущественно тонкими придаточными корнями, а число контрактильных корней сокращается.

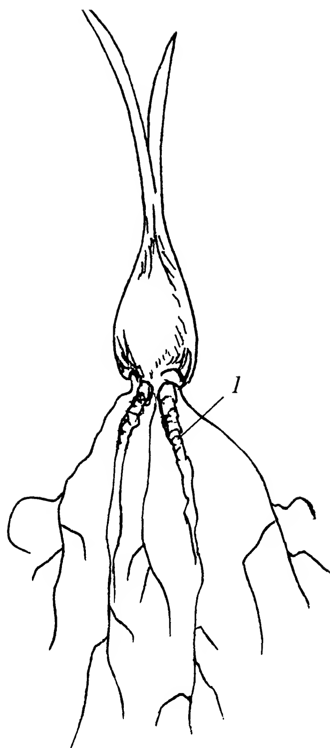


Рис. 5. Двулетняя луковица *Barnardia japonica*.

1 — контрактильные корни.

Длительность пребывания растений в генеративном периоде без специальных наблюдений определить трудно. Однако к концу этого периода у *B. japonica* происходят заметные структурные изменения: в луковице на верхушке донца закладывается не одна, а две почки возобновления. По нашим наблюдениям, формирование двух почек в луковице начинается с 7—8-летнего возраста растения. Почки закладываются в пазухах верхних листьев. Каждая почка формирует самостоятельную луковицу.

В первые годы развития они располагаются на одном материнском донце и развиваются параллельно. По мере отмирания материнских чешуй и тканей донца луковицы отделяются друг от друга и продолжают самостоятельную жизнь. С увеличением возраста особи формирование двух, а иногда и трех почек возобновления проходит ежегодно. В результате через 3—4 года на месте материнской луковицы образуется гнездо из 4—8 луковиц. Все они еще могут располагаться на едином донце и под покровом старой общей чешуи. Подобные луковицы отличаются от луковиц молодых особей более крупными размерами, широко-яйцевидной формой с четко выраженным резидом, а в период вегетации — многочисленными листьями и соцветиями (рис. 6, *А*). В этой связи отмеченные в литературе (Ding et al., 1999) морфологические отличия луковиц в различных популяциях *Barnardia japonica* в умеренной и субтропической зонах, возможно, связаны не с географией, а с возрастным составом популяций.

После отмирания общего донца дочерние луковицы высвобождаются. Однако окруженные ссохшимися старыми чешуями они оказываются небольшими по размеру и часто имеют неправильную форму (рис. 6, *Б*). Жизнеспособность подобных луковиц ослабевает с каждым годом: уменьшаются их размеры, сокращается число и размер листьев и корней, ослабевает и прекращается цветение. Возрастное состояние подобных растений можно определить как субсенильное и сенильное.

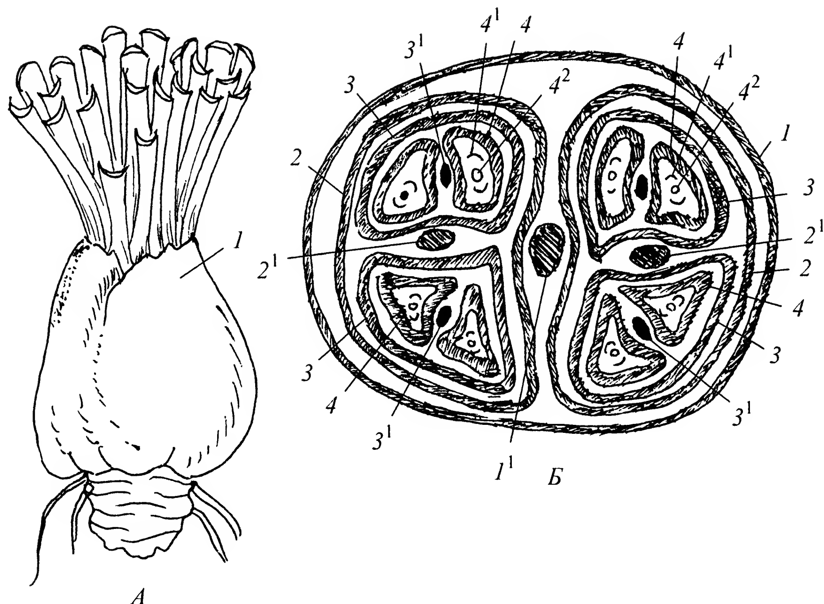


Рис. 6. Луковица *Barnardia japonica* в период образования гнезда из 8 луковиц (сенильный период).

А — луковица в период весенне-летней вегетации (май, 2001 г.); *Б* — поперечный разрез луковицы (схема); *1* — наружная полусухая «общая» чешуя побега 1998 г.; 1^1 — сухая стрелка того же побега; *2* — чешуи побегов 1999 г.; 2^1 — сухие стрелки побегов 1999 г.; *3* — чешуи побегов 2000 г.; 3^1 — сухие стрелки побегов 2000 г.; *4* — вегетирующие весенние листья побегов 2001 г.; 4^1 — зачатки листьев осенней вегетации 2001 г.; 4^2 — зачаток соцветия 2001 г.

Завершение онтогенеза *B. japonica* связано, как показало исследование, с началом вегетативного размножения. Однако оно не приводит к омоложению дочерних луковиц, а ведет к распаду особи. Гнездо луковиц формируется из стадийно зрелых тканей, где накапливаются возрастные изменения. Подобный распад особей в конце жизненного цикла был отмечен у *Scilla siberica* в условиях Воронежского государственного заповедника (Смирнова, 1967). Формирование луковиц-деток из стадийно молодых тканей у *B. japonica* выражено очень слабо.

Изучение структуры вегетативной сферы *Barnardia japonica* и особенностей ее формирования выявило ряд признаков, которые свидетельствуют об относительной древности этого растения, связанного в прошлом, по-видимому, с тропическими районами, где сезонность климата слабо выражена.

Доказательством связи растения в прошлом с тропическими районами являются: длительная вегетация растений, которая продолжается до 6 мес, а возможно, и дольше, так как в условиях С.-Петербурга прерывается наступлением заморозков; отсутствие у листьев локализованного отделительного слоя, присущего растениям сезонного климата; многолетняя и многочешуйная луковица, состоящая из 3—4 монокарпических побегов последовательных генераций; сложение луковицы влагалищами вегетирующих листьев; специализированные низовые чешуи у исследованных нами растений отсутствуют;[2] наличие резида у зрелых луковиц; многолетние ветвящиеся придаточные корни; период формирования контрактильных корней ограничен виргинильным и ранним генеративным периодами; слабое вегетативное размножение из стадийно молодых тканей; существующее вегетативное размножение — показатель старения особи и связано с ее распадом.

---

[2] Следует заметить, что этот признак может быть наследственно не закреплен и в зависимости от условий заложенный листовой зачаток может не сформировать листовую пластинку и в качестве низовой чешуи выполнять исключительно запасающую функцию (Denne, 1960). Известны и обратные примеры (Белянина, Крылова, 1970; Баранова, 1999).

Отмеченные признаки вегетативной сферы сближают *B. japonica* с древними представителями других родов сем. *Hyacinthaceae*, произрастающими в Южной и Юго-Восточной Африке, такими как *Ledebouria luteola* Jess., *L. revoluta* (L. f.) Jess., *Drimiopsis woodii* Baker, *D. kirkii* Hook. f. и др. (Баранова, 1976). Подобный тип строения луковиц характерен для растений, связанных с районами с достаточным количеством осадков и их более или менее равномерным распределением в течение года, и относительно высокой средней годовой температурой. Эволюция вегетативной сферы представителей сем. *Hyacinthaceae* шла в направлении увеличения интенсивности процессов роста и отмирания. Преобразования проходили по пути от многолетних корневищно-луковичных форм к луковичным ежегодно возобновляющимся, от многочешуйных черепитчатых и полутуникатных форм к малочешуйным туникатным, от длительно вегетирующих к эфемероидам, от не размножающихся вегетативно к формам с интенсивным вегетативным размножением и т. д. (Баранова, 1986).

Наши данные о древнем возрасте изученного нами вида *B. japonica* согласуются с данными других авторов (Ding et al., 1999). *B. japonica* (= *Scilla scilloides*) представляет собой полиплоидный комплекс с двумя основными числами хромосом: x = 8 для генома A и x = 9 для генома B, и состоит из 9 различных цитотипов в дополнение к различным анеуплоидным вариантам. Очевидно, что развитие такого сложного цитологического состава вида и захват им обширного ареала происходили в течение длительного периода. Ding et al. (1999) полагают, что его миграция в Восточную Азию могла произойти еще до миоцена. Таким образом, постепенно накапливалось генетическое разнообразие вида вместе с его адаптацией к различным местообитаниям в этом обширном ареале.

Barnardia japonica — единственный представитель сем. *Hyacinthaceae* в Восточной Азии, территория которой является современным центром родового и видового разнообразия представителей сем. *Liliaceae*, в то время как происхождение сем. *Hyacinthaceae* связано с Африкой и территорией Древнего Средиземья.

Второй представитель рода *Barnardia*, *B. numidica*, как уже указывалось, произрастает в Западном Средиземноморье, притом в аналогичных с *B. japonica* местообитаниях. Так, согласно В. Л. Комарову (1901), *B. japonica* встречается на каменистых склонах, в трещинах скал, по берегам рек на песчаной почве заливных лугов, образуя значительные заросли. *B. numidica* обычна в светлых лесах, кустарниках и на лугах равнин, у подножий гор, на скалах, в районах с хорошим увлажнением, редко — в полуаридных районах. Наиболее влажным районом, согласно П. Биро и Ж. Дреш (1960), где годовое количество осадков 1770 мм и более, как раз и является Нумидия — ныне восточная часть Алжира.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 00-04-49048).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. Особенности строения и формирования луковиц у некоторых представителей семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 12. С. 1696—1708.

Баранова М. В. Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1308—1320.

Баранова М. В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб., 1999. 227 с.

Баркалов В. Ю. Пролеска пролесковидная — *Scilla scilloides* (Lindl.) Druce. Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 283—284.

Белянина Н. Б., Крылова И. Л. Ритм развития видов рода *Ornithogalum* L. в природе и в условиях эксперимента // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 1. С. 73—82.

Биро П., Дреш Ж. Средиземноморье. Западное Средиземноморье. М., 1960. Т. 1. 464 с.

Валова З. Г. К некоторым особенностям флоры и растительности юга Хасанского района. Комаровские чтения. Владивосток, 1964. Вып. 12. С. 26—45.

Гроссгейм А. А. Пролеска — *Scilla* L. // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 369—379.
Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Т. 1 // Тр. Петерб. бот. сада. 1901. Т. 20. 559 с.
Мордак Е. В. Виды *Scilla* Советского Союза. II. Систематика и география // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 10. С. 1444—1458.
Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Вып. 6. Сер. 3. С. 7—204.
Смирнова О. В. Жизненный цикл сибирской пролески (*Scilla sibirica* Andr.) // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1967. № 9. С. 76—84.
Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14—43.
Степанов Б. П. Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. С. 98—113.
Степанов Б. П. К ритмогенезу группы весенне-зеленых лесных эфемероидов хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья // IV Московск. совещ. по филогении растений. 2. М., 1971. С. 96—98.
Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с
Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988. 212 с.
Baker J. G. Revision of the genera and species of *Scilleae* and *Chlorogaleae* // J. Linn. Soc. London (Bot.). 1873. Vol. 13. P. 209—292.
Bentham G. Flora Hongkongensis. London, 1861. 482 p.
D'Arellano G. G., Torres N. Scilla numidica a Eivissa // Bull. Inst. Catalana Hist. Nat. 46 (Sect. Bot. 4). 1981. P. 157.
Denne M. P. Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* L. II. The comparative development of scale and foliage leaves // Ann. Bot. 1960. Vol. 24. N 9. P. 32—47.
Ding K., Ge S., Yu Zh., Hong D. Allozyme variation on the diploid (A genome) populations of *Scilla scilloides* (*Hyacinthaceae*) // Plant Syst. Evol. 1999. Vol. 218. N 1—2. P. 23—31.
Maire R. Scilla L. // Flore de l'Afrique du Nord. Paris, 1958. Vol. 5. P. 127—155.
Speta F. Über die Herbstblühenden Scillen des Mittelmeerraumes // Linzer biol. Beitr. 1986. Jahrg. 18. Heft 2. S. 399—416.
Speta F. Systematische Analyse der Gattung *Scilla* L. s. l. (*Hyacinthaceae*) // Phyton (Austria). 1998. Vol. 38. Fasc. 1. S. 1—141.
Xinqi Ch., Tamura M. N., Barnardia Lindley // Flora of China. St. Louis. 2000. Vol. 24. P. 203.

SUMMARY

Short taxonomic characteristics of the genus *Barnardia* and its species *B. japonica* (*Scilla scilloides*) and their ranges of distribution are given. The data on cytotypic constitution of the species *B. japonica* are also presented and some problems of its origin are discussed. The structure and ontogenesis of vegetative organs are investigated in detail.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 582.881(571.6)

© Л. А. Федина,[1] Н. С. Павлова,[2] Е. П. Кудрявцева,[3] В. А. Ковалев[4]

ALANGIUM PLATANIFOLIUM — ВИД НОВОГО ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ СЕМЕЙСТВА *ALANGIACEAE*

L. A. FEDINA, N. S. PAVLOVA, E. P. KUDRYAVTSEVA, V. A. KOVALEV. *ALANGIUM PLATANIFOLIUM*, A SPECIES OF *ALANGIACEAE*, THE FAMILY NEW FOR THE FLORA OF RUSSIA

[1, 2, 4]Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-лет Владивостоку, 159 Г
тел. 310 410, факс 310 193, e-mail: botany@eastnet.febras.ru
[3]Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
тел. 320648, e-mail: katya@tig.dvo.ru
Поступила 21.01.2002

На юге Приморского края впервые найден представитель палеотропического сем. *Alangiaceae* — *Alangium platanifolium*. Для флоры России и российской территории Дальнего Востока вид, род, семейство являются новыми. Приведены морфологическое описание и сведения о распространении и экологии вида.
Ключевые слова: *Alangium platanifolium*, *Alangiaceae*, новый вид, флора, Приморский край, Россия.

Ботанические исследования последних лет обогатили флору южной части российского Дальнего Востока новыми для региона восточноазиатскими видами, родами и даже семействами субтропического и тропического происхождения (Пименов и др., 1985; Горовой и др., 1999; Кожевников, Кожевникова, 2000а—в), которые не вошли (по времени) в фундаментальную сводку «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996). К ним следует добавить новую находку вида из палеотропического сем. *Alangiaceae* — *Alangium platanifolium* (Siebold et Zucc.) Harms.

Растение было обнаружено случайно старшим инспектором охраны природы Уссурийского заповедника (Приморский край) В. Ковалевым на смежной с заповедником территории 19 августа 2001 г., а позднее специально собрано: «...Надеждинский р-н, 10—12 км к востоку от с. Алексеевка (около 80 км на С-В от г. Владивостока), на водоразделе р. Перевозная (бассейн р. Раздольная, левобережье, нижнее течение) и ключа Смольного (выс. 220 м над ур. м.), под пологом смешанного леса, 13 IX 2001 (в плодах), Л. Федина, В. Ковалев» и определено Е. П. Кудрявцевой и Н. С. Павловой.

Ближайшие местонахождения этого вида известны из бассейна р. Ялуцзян (на границе КНР и КНДР) и из Японии. В связи с тем что вид, а также род и семейство прежде не указывались для флоры России и российского Дальнего Востока, приводим общую информацию об этих таксонах, а также морфологическое описание вида, составленное в основном по гербарным сборам (описание цветка — по литературным данным).

Сем. *Alangiaceae* DC., по мнению большинства систематиков, относится к пор. *Cornales*, где оно занимает обособленное положение, отличаясь от остальных представителей порядка нуклеарным эндоспермом семян, и включает один род *Alangium* Lam. (Тахтаджян, 1987; Brummitt, 1992). По другим данным (Gunn et al., 1992), к этому семейству относится 2 рода, помимо названного, еще род *Matteniusa* H. Karsten.

Род *Alangium* Lam. насчитывает 22 вида, распространенных преимущественно в тропических и субтропических областях Старого Света, от Западной Африки, Южной и Юго-Восточной Азии до восточной Австралии и о-вов в Тихом океане, с наибольшим разнообразием в Малайзии и на о-ве Ява. В роде преобладают вечнозеленые деревья, реже — кустарники и лианы. Листопадный представитель этого семейства *Alangium platanifolium* заходит на востоке Азии далеко за пределы тропической зоны, достигая южных границ маньчжурской флористической провинции (Грушвицкий, 1981).

Alangium platanifolium (Siebold et Zucc.) Harms, 1898, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 8 : 261. — *Marlea platanifolia* Siebold et Zucc., 1845. Abh. Phys.-Math. Acad. Wiss. Münch. 4, 2 : 134. — M. macrophylla Liebold et Zucc. 1845, l. c. : 135 — Алангиум платанолистный.

Листопадный многостебельный кустарник до 3 м выс. Кора побегов светлая, гладкая с редкими чечевичками. Молодые веточки буроватые, коротко опушенные. Листья простые, с негусто опушенными черешками 3—7(15) см дл. Листовая пластинка тонко-перепончатая, 7—13(18) см длины и почти такой же ширины, округлосердцевидная, в основании слегка асимметричная, на верхушке более или менее глубоко раздельная на 3—5(7) тонко заостренных лопастей, или пластинка почти цельная, сердцевидно-ромбовидная, с 3 крупными, хвостовидными зубцами, сверху темно-зеленая, слабо опушенная, главным образом по жилкам, снизу светлая, коротко опушенная тонкими извилистыми волосками по всей поверхности и особенно густо по жилкам и в углах их разветвления, с отчетливыми, вееровидно расходящимися от основания пластинки жилками, цельнокрайные. Цветки в пазушных малоцветковых (1—5) соцветиях цимоидного типа. Чашечка голая, по краю с мелкозубчатым ободком. Венчик в начале цветения трубчатый, с 8 желтовато-белыми, узколинейными или ремневидными лепестками, 2.5—3.5 см дл. и до 2.5 мм шир., которые в период цветения спиралевидно закручиваются наружу. Тычинок 8, около 3 см дл., опушенные в основании со стороны спинки. Пыльники голые, длиннее тычиночных нитей. Пестик 1, равный по длине тычинкам, голый, в его основании имеется нектарный диск куполовидной формы. Завязь нижняя. Плод — 1-семенная костянка, 8—9 мм дл., 6—7 мм шир., овально-яйцевидный, сверху увенчан мелкозубчатой, по краю волосистой коронкой около 1 мм дл., голый, с продольными жилками, в начале созревания белый, позднее — синеющий. Семена с обильным эндоспермом.

Иллюстрации: Makino T. (1940), tab. 891, p. 297; Lee T. (1993), p. 565; Clavis plantarum (1995), tab. 223(1), p. 451.

Цветет в июле, плоды созревают в сентябре. Цветки неароматные. Плоды по запаху и вкусу напоминают персик, но не съедобны. Вид декоративный, в странах Восточной Азии выращивается в садах и парках. На п-ове Корея используются цветки и молодые побеги в пищу, плоды как лекарство.

Alangium platanifolium — восточноазиатский эндемик. В Японии (Ohwi, 1965) он встречается на всех крупных островах: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю, чаще в горных лесах. На южных островах Японии растет еще *A. premnifolium* Ohwi — листопадное дерево. На п-ове Корея *A. platanifolium* — единственный представитель этого рода (Lee T., 1993; Lee Y., 1996). Он наиболее обычен в южных провинциях (Чолланам-до, Кенсанам-до), где растет в листопадных лесах на каменистых склонах в горах и на равнине. На севере п-ова Корея встречается реже и почти исключительно в горных лесах маньчжурского типа. В. Л. Комаров (1950) собирал этот вид на границе с Китаем в бассейне р. Ялуцзян: «перевал Хасан-иен, 21 VIII 1897 и перевал Ундон, 22 VIII 1897, на лесных опушках». В Китае (включая Тайвань) произрастает 11 видов рода *Alangium* (Qin Haining, Chamlong Phengklai, 2001). *A. platanifolium* преимущественно распространен на юго-востоке Китая, во внутренних провинциях, где он растет в горных лесах на высоте до 2000 м. В Северо-Восточном Китае этот вид встречается в провинциях Цзилянь и Ляонин в горных разнокустарниковых лесах (Clavis..., 1995). Охраняется в Чанбайшаньском биосферном заповеднике (An enumiration..., 1982).

Новое местонахождение *Alangium platanifolium* в Южном Приморье является самым северным пунктом произрастания вида, находящимся в отрыве от основного ареала приблизительно на 300—400 км к С-В, и узко локализовано.

Две относительно крупные, отстоящие друг от друга в 2—3 км популяции и еще несколько разрозненных кустов алангиума платанолистного были обнаружены в привершинной части водораздельного хребта р. Перевозная и ключа Смольного. Первая популяция, для которой сделано описание, расположена близ вершины покатого склона юго-восточной экспозиции на высоте 220 м над ур. м. Она представлена более 40 взрослыми плодоносящими особями (кустами) до 3 м выс. и 5 см в диам. и подростом разного возраста, которые росли под пологом хвойно-широколиственного леса на гумусированной почве, образуя узкую полосу вдоль горного гребня. Лес в этом месте слабо нарушен и производит впечатление коренного. Древесный полог образован высоковозрастными (200—250 лет) хвойными породами: *Abies holophylla* Maxim., *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. и широколиственными: *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Carpinus cordata* Blume, *Acer mono* Maxim., *Phellodendron amurense* Rupr. В подросте, кроме перечисленных видов, встречается клен зеленокорый, орех маньчжурский, ясень маньчжурский, ильм долинный, вишня Максимовича. В кустарниковом ярусе отмечены *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Ribes mandshuricum* (Maxim.) Kom., *Rubus crataegifolius* Bunge, *Ligustrina amurensis* Rupr., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., из лиан *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. В травяном покрове доминируют *Brachybotrys paridiformis* Maxim., *Oxalis acetosella* L., *Urtica laetevirens* Maxim., *Caulophyllum robustum* Maxim., *Cardamine leucantha* (Tausch) O. E. Schulz, *Prenanthes tatarinowii* Maxim., единично — *Paeonia oreogeton* S. Moore и обычны папоротники *Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *Adiantum pedatum* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, *Polystichum subtripteron* Tzvel. и др.

Вторая популяция, насчитывающая меньшее число особей, была обнаружена на этом же водоразделе в 2.5—3 км от первой, в урочище, именуемом «Ковалевская падь», на платообразной возвышенности, которая прежде была покрыта хвойно-широколиственным лесом, но лет 20 назад пройдена сплошными рубками и в настоящее время зарастает молодняком (диаметр стволиков 15—20 см) ранее росших древесных пород.

Характерной особенностью вида в описанных популяциях является гетерофилия. У нижних листьев кустарника, особенно на молодых растениях, листовая пластинка глубоко (до 1/3 своей длины) разделена на 5—7 продолговато-овальных, на верхушке тонко заостренных лопастей и по контуру напоминает листья *Kalopanax septemlobus*. Верхние листья плодоносящих кустарников обычно слабо надрезанные (менее чем на 1/3 длины листовой пластинки) на 3 короткие, широкотреугольные лопасти, внезапно суженные в остроконечие и внешне похожие на листья *Acer tegmentosum*. Эти и другие по форме листья могут быть у одного и того же растения. На полиморфизм листьев у этого вида обращали внимание японские (Ohwi, 1965) и корейские (Lee T., 1993; Lee Y., 1996) ботаники и даже по этому признаку выделяли 2 разновидности: *Alangium platanifolium* var. *typica* Makino и var. *trilobum* (Miq.) Ohwi.

Характер местообитания найденного вида и общий его ареал предполагают его естественное произрастание в Южном Приморье. Подтверждением этому являются палеоботанические данные, согласно которым представители рода *Alangium* были распространены по всему югу российского Дальнего Востока в третичное время. Отпечатки листьев *Alangium kryshtofovichii* (аналог современного *A. platanifolium*) были обнаружены в позднемиоценовых отложениях усть-суйфунской свиты, флора которой охватывала весь современный бассейн р. Раздольной, а также из нескольких точек в Хасанском районе (Байковская, 1974; Павлюткин, 2001). Имеются сведения (Громова, 1963) о находках пыльцы алангиума в эоценовых отложениях майхинского месторождения угля. Это недалеко от места нынешнего обнаружения вида.

Можно предположить, что вид встречается и в других местах Южного Приморья, но из-за его отдаленного внешнего сходства (по листьям) с кленами и калопанаксом

пропускался исследователями. К тому же в настоящее время трудно найти участки леса, не затронутые деятельностью человека и сохранившие свой первобытный облик, где бы этот вид мог расти. И все же новые находки алангиума не исключены. Уникальное местообитание алангиума платанолистного несомненно нуждается в охране. Одна из действенных мер охраны — категорическое запрещение рубки леса и любых земляных работ в месте обитания вида. Следует включить этот вид в Красную книгу Приморского края и во второе издание Красной книги РСФСР.

Гербарные образцы, подтверждающие находку *Alangium platanifolium* в Приморском крае, хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA), дубликат передан в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность инспекторам охраны природы Уссурийского заповедника, участвовавшим в поисках местонахождения описанного растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байковская Т. Н. Верхнемеловая флора Южного Приморья. Л., 1974. 196 с.

Горовой П. Г., Чубарь Е. А., Волкова С. А. Новый для флоры российского Дальнего Востока род *Limonium* (*Limoniaceae*) и новый для флоры России вид *L. tetragonum* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 144—147.

Громова Н. С. Палинологическая характеристика палеогеновых отложений // История палеогенового угленакопления на территории Сахалина (Тр. Лаборатории геологии угля). М.; Л., 1963. Вып. 17. С. 101—115.

Грушвицкий И. В. Семейство алангиевые (*Alangiaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5(2). С. 289—290.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Ч. 2 // Избр. соч. М.; Л., 1950. Т. 4. С. 182—185.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Находка на российском Дальнем Востоке *Mitrasacme indica* из нового для флоры России семейства *Loganiaceae* // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 5. С. 130—134.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Новый для флоры России род *Lipocarpha* (*Cyperaceae*) с территории российского Дальнего Востока (Приморский край) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000б. Т. 105. Вып. 2. С. 58.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Новый для флоры России вид *Utricularia caerulea* L. (*Lentibulariaceae*) с территории Хасанского природного парка (Приморский край) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000в. Т. 105. Вып. 3. С. 66—68.

Павлюткин Б. И. Позднемиоценовая флора Тереховки, Южное Приморье. Владивосток, 2001. 108 с.

Пименов М. Г., Коркишко Р. И., Клюйков Е. В. Новый для флоры СССР род *Streptolirion* (*Commelinaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 398—400.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985—1989. Т. 1—4; СПб., 1991—1996. Т. 5—8.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

An enumeration of the plants of Changbai mountain. Academia Sinica, 1982. 76 p. (на кит.).

Brummitt R. K. Vascular plant families and genera. Royal Bot. Gard., Kew, 1992. 804 p.

Gunn C. R., Wiersema J. H., Ritchie C. A., Kirkbride J. H. Families and genera of Spermatophytes recognized by the agricultural research service // Technic. Bull. 1992 (U. S. Depart. Agr.). N 1796. 499 p.

Clavis plantarum Chinae Boreali-Orientalis / Fu Peiyun (ed.). Science Press, 1995. 1006 p. (на кит. яз.).

Lee T. B. Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 992 p. (на кор. яз.).

Lee Y. N. Flora of Korea. Seoul, 1996. 1238 p. (на кор. яз.).

Makino T. An illustrated flora of Nippon. Tokyo, 1940. 297 p. (на яп. яз.).

Ohwi I. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Qin Haining, Chamlong Phengklai. Alangiaceae [Draft] // Flora of China. T. 13. http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/data.htm.2001.

SUMMARY

Alangium platanifolium (*Alangiaceae*) has for the first time been found in the Russian Far East, in the following locality: Primorski Krai (Maritime Territory), Nadezhdinskiy district, 10—12 km east of Alekseevka village (about 80 km north-west of Vladivostok) on the watershed of the Perevoznaya River (basin of the Razdolnaya River) and the Smolny spring, in shade of a coniferous-broad-leaved forest, at the altitude 200—350 m a. s. l. The family, the genus and the species are new for the flora of Russia.

УДК 581.9(470) : 582.998.2

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

 М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло

ECHINOPS GMELINII (*ASTERACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

M. N. LOMONOSOVA, D. N. SCHAULO. *ECHINOPS GMELINII* (*ASTERACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF RUSSIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 01.02.2000
Окончательный вариант получен 16.01.2002

Впервые для флоры России приводится *Echinops gmelinii*, найденный в Республике Тува.
Ключевые слова: *Echinops gmelinii*, флора России.

Во время экспедиционных исследований в Республике Тува на северо-восточном берегу оз. Торе-Холь нами был найден *Echinops gmelinii* Turcz. (мордовник Гмелина), который спорадически встречается в песчаных пустынях Монголии и Китая (Губанов, 1996) и ранее для России не указывался. На территории бывшего СССР было известно единственное местонахождение в Казахстане (Нарымский хребет, близ станции Алтайской, Ладыгин В. Ф.). На этот сбор ссылаются П. Н. Крылов (1949) и Е. Г. Бобров (1962). Есть указание на находку этого вида по р. Кемчик в ущелье Таслы в Урянхайской земле у Н. М. Мартьянова (1923) со ссылкой на сборы П. Н. Крылова. Однако в работах П. Н. Крылова каких-либо сведений на нахождение этого вида в Туве нет, и в Гербарии Томского университета эти образцы отсутствуют. Не приводит его в «Конспекте флоры Тувы» и К. А. Соболевская (1953), которая была хорошо знакома с коллекциями П. Н. Крылова. Произрастание мордовника Гмелина в упомянутом районе вызывает сомнение. Вероятно, указание Мартьянова было ошибочным. Таким образом, находка на юге Тувы — первое достоверное местонахождение *Echinops gmelinii* на территории России. Приводим текст этикетки собранного нами растения: Республика Тува, Эрзинский р-н, оз. Торе-Холь, полузакрепленные пески, разнотравно-житняковая степь, 7 IX 1989, М. Ломоносова, Д. Шауло (LE).

Echinops gmelinii Turcz. 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 195.

Описан из северо-восточной Монголии. Тип (LE).

Этот вид относится к секции *Nanechinops* Bunge, в которую входят однолетние виды песчаных и солянковых пустынь Центральной и Средней Азии. Ни один из видов этой секции ранее для России также не указывался. Мордовник Гмелина является одно-, двулетним растением, в первый год жизни формируется розетка листьев, а на следующий год растение цветет и плодоносит.

Оз. Торе-Холь — бессточное пресное озеро на юге Республики Тува, в Убсунурской котловине, которая относится к котловине Больших озер Северо-Западной Монголии. На восток и юго-восток от озера расположены обширные массивы эоловых песков Цугор-Элс, образующих барханные формы рельефа, являющиеся частью огромного песчаного массива Бориг-Дэл-Элс в Монголии. Здесь формируются растительные сообщества с обилием центральноазиатских псаммофильных видов, имеющих на юге Тувы северную границу ареала. Среди них *Goldbachia ikonnikovii, Pugionium pterocarpum, Bromopsis pavlovii, Agriophyllum squarrosum.*

Мордовник Гмелина встречается в своеобразном растительном сообществе: разнотравно-житняковой опустыненной степи на барханах. Растительный покров очень разрежен, проективное покрытие около 10 %. Кроме мордовника, здесь растут *Ephedra sinica, Agropyron cristatum, A. desertorum, Bromopsis pavlovii, Cleistogenes squarrosa, Leymus angustus, Stipa barchanica, Carex korshinskyi, Iris potaninii, Corispermum sibiricum, C. chinganicum, Gypsophila patrinii, Alyssum obovatum, Pulsatilla turczaninovii, Orostachys spinosa, Chamaerhodos sabulosa, Hedysarum fruticosum,*

Oxytropis tragacanthoides, Vicia costata, Kitagawia baicalensis, Orobanche coerulescens, Artemisia dracunculus, A. frigida, A. tomentella, Serratula centauroides и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Род *Echinops* L. // Флора СССР. М.; Л., 1962. Т. 27. С. 2—53.
Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.
Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1949. Т. 11. 369 с.
Мартьянов Н. М. Флора Южного Енисея. Минусинск, 1923. 184 с.
Соболевская К. А. Конспект флоры Тувы. Новосибирск, 1953. 245 с.

SUMMARY

Echinops gmelinii Turcz., found in the Republic of Tuva, is reported for the first time for the flora of Russia.

УДК 581.9(571.55) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 12

© **О. А. Попова**

НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ДЛЯ ФЛОРЫ ЧИТИНСКОЙ ОБЛАСТИ

O. A. POPOVA. NEW AND RARE PLANTS FOR THE FLORA OF CHITA REGION

Забайкальский государственный педагогический университет
672007 Чита, ул. Бабушкина, 129
Факс (3022) 26-73-17
E-mail: konstantinov@zgpumail.chita.ru

Приведены сведения о местонахождении новых и редких раннецветущих видов высших растений для флоры Читинской области.

Ключевые слова: флора, новые виды, Читинская область.

Во время флористических исследований по изучению раннецветущих растений были найдены новые для Читинской области виды и обнаружены новые местонахождения редких для области видов.

Названия приводимых ниже растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Новые виды для флоры Читинской области

Selaginella borealis (Kaulf.) Rupr. Впервые обнаружено местонахождение на крайнем юго-востоке ареала. Читинская обл., Газимуро-Заводский р-н, окрестности заставы Урюпино, тенистая замшелая скала, 3 VI 2001. Ближайшее местонахождение в Сибири: Якутия на р. Алдан и Бурятия (Баргузинская котловина, Ушканьи острова) (Шауло, 1988).

Viola trichosepala (W. Becker) Juz. Вид распространен на Дальнем Востоке, в Амурской обл., в Нижне-Зейском и Уссурийском флористических районах, в лиственничных лесах, на лужайках и травянистых склонах. Считался дальневосточным эндемом (Безделева, 1987). В Сибири был найден Г. А. Пешковой в Бурятии (д. Харацай, р. Джида, на скалах, 1965). Нами было найдено 2 местонахождения: Нерчинско-Заводский р-н, 28 км от с. Нерчинский Завод по дороге на Ишагу, черно-березовый лес, по ключу. Цв. 28 V 2000; Газимуро-Заводский р-н, 90 км по дороге на заставу Урюпино, березовый лес. Цв. 1 VI 2001.

V. mauritii Tepl. Вид распространен в Европе, Сибири, Дальнем Востоке и в Монголии. Нами отмечено 2 местонахождения: Газимуро-Заводский р-н, 157 км по

дороге на заставу Урюпино, лиственничный лес. 2 VI 2001, цв.; Нерчинский р-н, окрестности с. Шевки, Шевкинские скалы, лиственнично-березовый лес. 29 V 2001, цв. Ближайшее местонахождение отмечено в Амурской обл. в Даурском и Нижне-Зейском флористических районах (Безделева, 1987).

Новые находки редких видов

Adoxa orientalis Nepomn. — Немногочисленные особи этого вида были найдены в Газимуро-Заводском р-не, окрестности заставы Урюпино, бассейн р. Будюмкан, по р. Типкураучи, в пади Тагайской, на дне глубокой пади по ключу в воде среди мха. 3 VI 2001, цв. *A. orientalis* была описана нами (Непомнящая, 1984) по гербарному материалу, собранному в 1912 г. в Амурской обл. у Зеи — пристани, на метеостанции Пикань А. Архангельской. В Читинской обл. этот вид был собран в 1909 г. еще в двух местонахождениях (Нерчинско-Заводский округ, бассейн р. Аргуни, система р. Урюмкан, в мохорнике по руслу ложка; Нерчинско-Заводский округ, водораздел между реками Шилкой и Черным Урюмом, дно пади Мургулунды). Вид отличается особыми условиями произрастания (Попова, 2001).

Arctostaphylos uva-ursi (L.) Sprengel. Циркумполярный вид. Широко распространен в северном полушарии. Из Читинской обл. имеются сборы Е. И. Павлова (Каларский р-н, хребет Кадар, 1963), Л. П. Сергиевской (Петровско-Забайкальский р-н, близ д. Кундулун, 1956). Нами собран гербарий в Читинском р-не, в 12 км к северу от с. Елизаветино в пади Букотор, на южном склоне под пологом сосняка рододендрового. 12 VII 2001, пл. Таким образом, к востоку от Яблоневого хребта этот вид отмечен впервые.

Euphorbia fischeriana Steud. — Даурский эндем. Встречается в южных лесостепных районах Читинской обл. по крутым каменистым склонам гор. Крайнее северо-западное местонахождение этого вида — окрестности г. Читы (Байков, 1996). Обнаружено новое местонахождение вида, далеко оторванное от основного ареала: Читинская обл. Красночикойский р-н, окрестности с. Урлук, южный степной каменистый склон, единично. 10 VII 2001, вег. С. Бубнова, О. Попова.

Gagea hiensis Pascher — Немногочисленные особи этого вида встречены в Красночикойском р-не, окрестности с. Черемхово, по р. Черемховке, на заболоченном лугу. 18 V 2000, цв. О. Попова. Очень редкий для Сибири и Читинской обл. вид (Власова, 1987). Однажды был собран в Читинской обл. в Кыринском р-не, Сохондинском заповеднике, бассейне р. Агуца, в устье ручья Кумыл-Алия, по морозобойным трещинам заболоченного луга. 20 V 1977, цв. Б. Дулепова, Н. Уманская.

Pulmonaria mollis Wulfen ex Hornem. По данным М. М. Ивановой (1979), О. Д. Никифоровой (1997) и имевшихся ранее гербарных образцов. Западная граница распространения вида отмечалась в Бурятии и Якутии. К сожалению, 2 пункта в Читинской области, где этот вид был найден, остались им неизвестными: Красночикойский р-н, окрестности прииска Катанца, березовый лес. 3 VI 1955, цв. Л. Сергиевская; Красночикойский р-н, окрестности с. Конкино, опушка березового леса. 25 V 2000, цв. О. Попова. Эти находки опровергают положение о том, что восточной границей распространения *P. mollis* является Яблоневый хребет (Малышев, Пешкова, 1984).

Гербарные образцы *Adoxa orientalis* переданы в Гербарий Центрального Сибирского ботанического сада (ЦСБС) (Новосибирск), Томского гос. ун-та (ТГУ) (Томск) и Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Образцы всех остальных видов находятся в Гербарии кафедры ботаники Забайкальского государственного педагогического университета, имеющиеся дубликаты переданы в LE.

Благодарности

Автор признателен Г. А. Пешковой и О. Д. Никифоровой за проверку определения некоторых видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда «Интеграция» (контракт № CO171).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К. С. Euphorbiaceae — Молочайные // Флора Сибири. *Geraniaceae — Cornaceae*. Новосибирск, 1996. С. 38—58.

Безделева Т. А. Фиалковые — *Violaceae* Batsch // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 93—131.

Власова Н. В. Gagea Salisb. — Гусинолук // Флора Сибири. *Araceae — Orchidaceae*. Новосибирск, 1987. С. 49—54.

Иванова М. М. Сем. *Boraginaceae* — Бурачниковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. С. 726—741.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири. (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.

Никифорова О. Д. Род *Pulmonaria* — Медуница // Флора Сибири. *Pyrolaceae — Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. С. 118—119.

Непомнящая О. А. О новом виде рода *Adoxa* (*Adoxaceae*) с Дальнего Востока // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 259—262.

Попова О. А. Adoxa orientalis Nepomn. (*Adoxaceae*) редкий раннецветущий вид в Восточном Забайкалье // Матер. III Российской конф. Красноярск, 2001. С. 146—147.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шауло Д. К. Сем. *Selaginellaceae* — Плаунковые // Флора Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. С. 38—41.

SUMMARY

Data are given on the localities of 8 species of early flowering higher plants new and rare for the flora of Chita Region.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 582.29; 579

© Н. В. Малышева

ОБРАЗЦЫ ЛИШАЙНИКОВ XVIII ВЕКА ИЗ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ ХЕЛЬСИНКСКОГО УНИВЕРСИТЕТА (H)

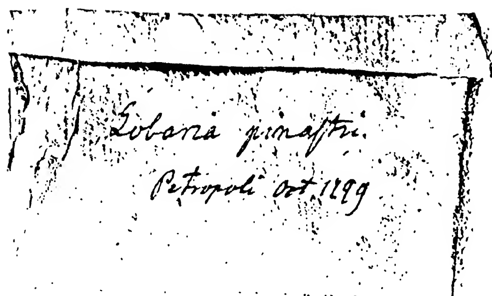
N. V. MALYSHEVA. LICHEN SAMPLES COLLECTED IN ST. PETERSBURG IN 18th CENTURY AND KEPT IN THE HELSINKI UNIVERSITY HERBARIUM (H)

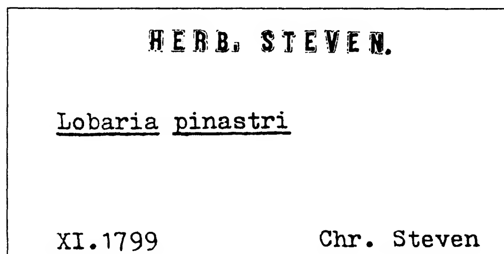
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 01.08.2002

Приведены сведения о 8 видах лишайников, собранных в 1798—1799 гг. Х. Х. Стевеном в С.-Петербурге (в основном в Павловске), хранящихся в Гербарии Хельсинкского ун-та (H).
Ключевые слова: лишайники, коллекции, городская флора.

При изучении динамики городской флоры лишайников чрезвычайно важны старые гербарные коллекции, особенно если это уникальные образцы XVIII в. Летом 2002 г. автору удалось поработать в Гербарии Хельсинкского ун-та (H) с образцами лишайников, собранными в С.-Петербурге. Среди них наибольший интерес представляют лишайники, собранные в 1798—1799 гг. в С.-Петербурге (в основном в Павловске) известным ботаником Х. Х. Стевеном (Chr. Steven) (1781—1863). В Хельсинки они попали, по-видимому, благодаря самому Стевену, посылавшему в Ботанический сад Турку, а позднее в Хельсинки, семена растений, значительные коллекции насекомых и растений (Hiitonen, 1964). Увлечение лишайниками в 1-й период работы ботаника не было случайным. Завершение образования он получил в Медико-хирургической академии в С.-Петербурге, где преподавал тогда известный русский ботаник Г. Ф. Соболевский (1741—1807). Последний совершал экскурсии со студентами и собрал большие гербарные коллекции, которые поступили потом в Ботанический кабинет академии (Некрасова, 1959). С 1796 г. Соболевский был профессором Медико-хирургической академии. В 1799 г. он опубликовал широкоизвестную работу «Flora Petropolitana» на латинском языке, а в 1801—1802 гг. — русский перевод в 2 томах. Еще в 1779 г. Соболевским была составлена рукопись «Appendix ad Floram Ingricam...», за которую он получил звание профессора (Некрасова, 1959). Как известно, «Санктпетербургская флора» Соболевского (1802) — это первая основательная флористическая сводка, содержащая среди прочих сведения о 43 видах лишайников С.-Петербурга и его окрестностей, с кратким их описанием, указанием точного местонахождения и практической значимости (Малышева, 1996). По-видимому, Стевен, будучи студентом, под руководством Соболевского занимался сбором криптогамных растений в окр. С.-Петербурга в 1798—1799 гг. Он завершил учебу, представив 12 октября 1799 г. специальное сочинение на тему «Specilegium cryptogamicum florae petropolitanae» («Виды тайнобрачных Петербургской флоры») (Станков, 1940; Hiitonen, 1964). В списке работ Х. Х. Стевена данная рукопись диссертации на степень доктора медицины приводится под № 60 без указания места хранения (Станков, 1940). Хотя публикации Стевена по лишайникам неизвестны, однако собранные им 204 года назад образцы хорошо сохранились.

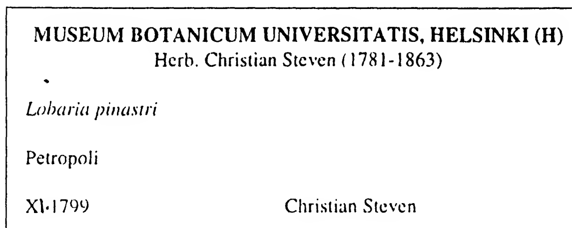
А




HERB. STEVEN.

Lobaria pinastri

XI.1799 Chr. Steven


MUSEUM BOTANICUM UNIVERSITATIS, HELSINKI (H)
Herb. Christian Steven (1781-1863)

Lobaria pinastri

Petropoli

XI·1799 Christian Steven

Конверты и этикетки образцов лишайников, собранных в XVIII в. Х. Х. Стевеном в Петербурге (*А*) и Павловске (*Б*).

А — *Vulpicida pinastri* (Scop) J.-E. Mattsson et M. J. Lai: «*Lobaria pinastri*. Petropoli. Oct. 1799»; *Б* — *Melanelia stygia* (L.) Essl.: «*Lobaria stygia*. Pawlowsky. 1798».

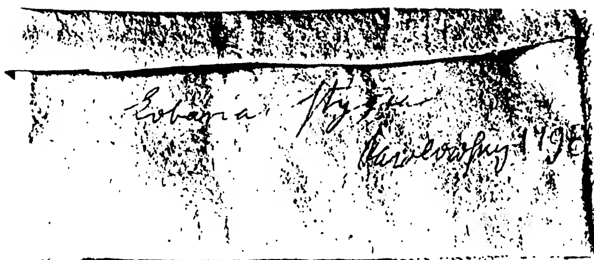
Приводим список образцов лишайников, собранных Стевеном в С.-Петербурге («Petropoli») и Павловске («Pawlowsky») в 1798—1799 гг., хранящихся в Гербарии Хельсинского ун-та (H) («Herb. Steven»). Одни образцы были определены впервые, другие — переопределены. В кавычках указаны старые названия, обозначенные на конвертах с образцами. Внешний вид конвертов приведен на рисунке.

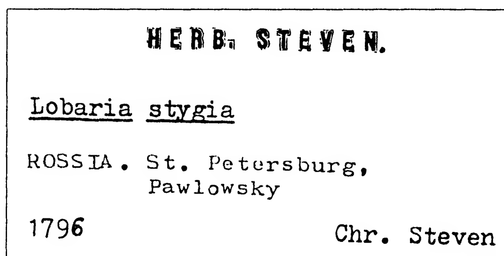
1. *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd — Выявлено 2 экземпляра: 1) «*Verrucaria punctata* var. *olivacea*. Pawlowsky. Nov. 1798»; 2) вместе с образцом «*Verrucaria pallida*. Pawlowsky. Nov. 1798». Определен впервые.

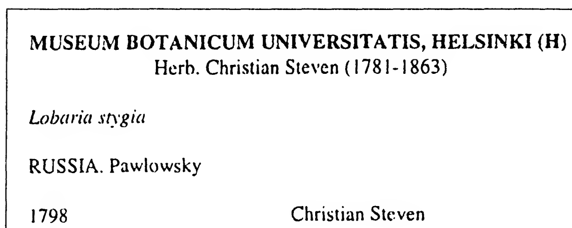
2. *Graphis sripta* (L.) Ach. — «*Opegrapha radiata*. Pawlowsky. Nov. 1798».

3. *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach. — Выявлены и переопределены следующие образцы: 1) «*Verrucaria pallida* nunc. *subfusca* var. *junior*? Pawlowsky. Nov. 1798». Другим почерком добавлено — «*Lecanora albella* f. *sordidescens* (Pers.)»; 2) «*Verrucaria pallida*. Pawlowsky. Nov. 1798». Другим почерком добавлено — «*Lecanora albella* f. *sordidescens* (Pers.)»; 3) «*Verrucaria pallida*. Pawlowsky. Nov. 1798»; 4) «*Verrucaria sublaevata*. Pawlowsky. 1798 Nov.»; 5) «*Verrucaria albella*. Pawlowsky. Nov. 1798».

Б







Продолжение рисунка.

4. *Melanelia stygia* (L.) Essl. — «*Lobaria stygia*. Pawlowsky. 1798» (на более ранней этикетке ошибочно «1796»).

5. *Parmelia sulcata* Taylor — Выявлены и впервые определены 3 экземпляра побуревших от времени талломов, находившихся вместе с образцами «*Verrucaria albella*. Pawlowsky. Nov. 1798»; «*Verrucaria pallida* nunc. *subfusca* var. *junior*? Pawlowsky. Nov. 1798»; «*Verrucaria pallida*. Pawlowsky. Nov. 1798».

6. *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. — Вместе с образцом «*Lobaria pinastri*. Petropoli. Oct. 1799». Определен впервые.

7. *Pertusaria albescens* (Huds.) M. Choisy et Werner. — Вместе с образцом «*Verrucaria sublaevata*. Pawlowsky. 1798 Nov.» Определен впервые.

8. *Vulpicida pinastri* (Scop) J.-E. Mattsson et M. J. Lai — «*Lobaria pinastri*. Petropoli. Oct. 1799».

Выявленные в Гербарии Хельсинкского университета (H) образцы лишайников XVIII в. являются, по-видимому, первыми по времени сборами из известных на сегодняшний день и сохранившихся экземпляров для территории С.-Петербурга и, возможно, одними из наиболее старых для территории России.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность и благодарность А. А. Заварзину (СПбГУ), проф. T. Ahti, O. Vitikainen (Хельсинкский ун-т) за помощь в работе.

Работа поддержана Федеральной целевой программой «Интеграция» (проект № Э 0404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 2. Изменения лихенофлоры за 270 лет // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 55—72.

Некрасова В. Л. Флора города Санкт-Петербурга и его ближайших окрестностей в XVIII веке // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 2. С. 249—261.

Соболевский Г. Санктпетербургская флора. СПб., 1802. Ч. 2. 424 с.

Станков С. С. Христиан Христианович Стевен (1781—1833). М., 1940. 48 с.

Hiitonen I. Christian Steven // Mem. Soc. fauna et flora fennica. 1964. Vol. 40. S. 178—187.

SUMMARY

Data on 8 lichen species (*Buellia disciformis*, *Graphis scripta*, *Lecanora pulicaris*, *Melanelia stygia*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Pertusaria albescens*, *Vulpicida pinastri*) collected in St. Petersburg and Pavlovsk in 1798—1799 by Ch. Steven and kept in the Helsinki University Herbarium (H) are presented. They are the oldest lichen samples for the territory of St. Petersburg and perhaps of Russia.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 58

© И. Н. Дроздова, Л. А. Кузнецов

Г. П. ЯКОВЛЕВ, В. А. ЧЕЛОМБИТЬКО. БОТАНИКА. УЧЕБНИК ДЛЯ ВУЗОВ / ПОД РЕД. ЧЛ.-КОРР. РАН, ПРОФЕССОРА Р. В. КАМЕЛИНА. СПб.: ИЗД-ВО СПХФА, 2001. 680 С.

I. N. DROZDOVA, L. A. KUZNETSOV. *G. P. YAKOVLEV, V. A. CHELOMBITKO.* BOTANY. TEXTBOOK FOR HIGHER EDUCATION / ED. BY PROF. R. V. KAMELIN. SPb.: SPCPA, 2001. 680 p.

Ленинградский государственный областной университет им. А. С. Пушкина
Поступила 14.03.2002

Написание учебника по любой дисциплине — работа непростая, поскольку предусматривает решение нескольких, не всегда совместимых задач: отобрать самый необходимый современный материал из арсенала науки, изложить его на доступном (но научном!) уровне, избежать увлечения сенсациями, особенно мнимыми. Не случайно в отечественной литературе в последние десятилетия ощущается острая необходимость в учебниках по ботанике для высшей школы. В первую очередь это относится к учебникам, охватывающим основные разделы науки о растениях. Последний учебник подобного типа был издан в 1982 г. П. М. Жуковским. Ушедший XX в. был полон открытиями, новыми подходами к уже известному фундаментальному знанию. Однако эти новации, как правило, доступны специалисту соответствующих областей ботаники, преподавателям вузов, пользующимся крупными научными библиотеками и читающим соответствующие курсы. Для студентов нехватка литературы — реальность как по целому ряду общих причин, так и специфических для каждого вуза.

Поэтому выход учебника Г. П. Яковлева и В. А. Челомбитько можно всячески приветствовать и высказать надежду на широкое использование его в учебной практике. Реальность последнего подтверждает знакомство с оглавлением, включающим в себя следующие разделы: Введение; I. Цитология (клетка, строение растительной клетки); II. Анатомия, морфология и элементы физиологии растений (ткани; общие сведения о биохимии и физиологии клетки; вегетативные органы растений; рост, развитие и размножение; репродуктивные органы растений); III. Систематика (систематика как биологическая наука; неклеточные и доядерные организмы; ядерные организмы; грибы; растения споровые; голосеменные; цветковые); IV. Растения, пространство и среда (элементы географии растений; элементы экологии растений; элементы геоботаники).

Учебник отличает высокий научный уровень изложения, методическая продуманность построения, что особенно важно при широком охвате ботанических дисциплин (растения рассматриваются на разных уровнях организации). Вполне оправданно обширное «Введение», содержащее конспективное изложение теорий и обобщений, составляющих суть современной биологической науки. Этот раздел имеет ботаническую ориентацию и представляется нам удачной методической находкой авторов. Подчеркнем, что они избежали (за редким исключением) оторванности разделов, и их логическая взаимосвязь хорошо просматривается, обеспечивая цельность учебника. Методически важным является справочный аппарат, который не только обеспе-

чивает удобство пользования книгой, но и организует работу читателя, выполняя иногда самостоятельные функции. К сожалению, многие учебные издания лишены этого. В рецензируемой книге обширный и доброкачественный справочный материал (около 9 % общего объема) — указатели терминов, русских и латинских названий растений, выборка фактов из книги рекордов Гиннеса. К этому примыкает «история ботаники в датах», что позволило авторам конспективно нарисовать путь ботаников вплоть до начала нынешнего века. Авторы весьма тщательно и с тактом отнеслись к отбору событий в разных областях ботаники и в разных странах. Дополнительные сведения приводятся и в соответствующих главах в виде кратких обзоров, многочисленных справок и имен ботаников.

Рецензенты не ставили задачей равнозначный анализ всех разделов учебника и сосредоточились на том, что в первую очередь привлекло их внимание.

Ограниченный объем учебника (40 печатных листов) потребовал четкости и лаконичности изложения материала. Авторы подают здесь хороший пример, и это относится почти ко всем разделам учебника. Остановимся на одном примере. Основное описание клетки (цитология) занимает всего 30 страниц текста, причем четверть приходится на рисунки с подписями, что совершенно необходимо в этом разделе. Рисунки тщательно отобраны, информативны, удачно сочетаются с текстом, помогают его пониманию. Например, раздел «Животная, растительная и грибная клетки» содержит всего 33 строки и 1 рисунок, которые исчерпывающе выполняют свою функцию.

Столь же удачно написана и глава 3, посвященная биохимии и физиологии клетки. Кратко и основательно рассмотрены энергетические проблемы, процессы фотосинтеза и дыхания, сущность минерального питания. Этот краткий обзор также выполняет пропедевтическую функцию по отношению к четвертому разделу.

Центральное место в учебнике (более половины объема) занимает раздел «Систематика». Характеризуя отдельные таксоны (отделы у водорослей и грибов, классы у высших споровых, семейства у семенных растений), авторы приводят основные морфологические и биологические особенности организмов, данные о содержании продуктов вторичного метаболизма (книга адресована будущим фармацевтам) и об их иных полезных свойствах. Достаточно много сведений по охране редких и исчезающих растений.

Вместе с тем нельзя не обратить внимание на некоторые спорные положения и неточности. Одна из них — существенная неточность авторов, утверждающих, что хроматофоры фотоавтотрофных протоктист (главным образом водорослей) — это «б л и з к и е (разрядка наша. — **И. Д., Л. К.**) к пластидам образования» (с. 50). На самом деле пластиды — это органоиды эукариотической клетки всех растений, что подчеркивает единство последних. Они имеют одно и то же строение и выполняют одни и те же функции, т. е. принципиально одинаковы. Различия заключаются в количестве дисков в тилакоиде. Таковых много у высших растений, меньше — у водорослей. У последних количество дисков коррелирует с присутствием разных типов хлорофилла (Седова, 1977). У водорослей далеко не всегда образуются граны, но их образование достаточно часто.

Заслуживает особого обсуждения принятая авторами система живых организмов. Как известно, существуют разные точки зрения относительно количества и объема царств, особенно насчет подразделения эукариот. И конечно, авторы учебника вправе остановиться на той или иной позиции. И тем не менее вызывает серьезные возражения принятое в учебнике выделение царства *Protoctista*, объединяющего простейшие, низшие грибы (имеющие жгутиковые стадии в цикле развития) и водоросли (не только жгутиковые). В результате теряется единство растений — автотрофов-фотосинтетиков, использующих в качестве донора электронов воду и выделяющих свободный кислород (побочный продукт) в атмосферу. Вероятно, это один из важнейших эволюционных признаков единства не только в генеалогическом, но и в экологическом смысле. Принятая в учебнике точка зрения Л. Маргулиса (Margulis, Schwartz, 1982; Маргулис, 1983), П. Рейвна и др. (1990), О. Г. Кусакина

и А. Л. Дроздова (1998) до сих пор не вышла за рамки специальной литературы и тем более не является самой распространенной. Кроме того, нам кажется, что в дидактическом отношении система менее удобна, чем система, принятая в первом издании (Яковлев, Челомбитько, 1990).

Заключительный раздел учебника, включающий элементарное изложение географии растений, экологии и геоботаники, назван весьма удачно и занимает около 50 страниц текста. Авторы и в этом случае несомненно справились с задачей лаконичного изложения материала. Глава 14 (география растений) информативна, хотя содержит лишь минимум конкретных примеров и иллюстраций. У читателя формируется необходимое представление о хорологии и флористике.

Впрочем, хотелось бы сделать некоторые замечания к этой главе. Вряд ли в кратком учебнике уместно обсуждение давно дискутировавшегося вопроса о принадлежности биогеографии к географии. В результате авторы достаточно хорошо показывают, что часть биогеографии — ботаническая география — имеет объектом исследования растение (биологический объект), к которому лишь применяется географический метод (с. 526, 527, 528), а сама ботаническая география состоит из биологических разделов (с. 527). К этому добавляются новые термины, которые далее не используются (биота, фитогеография) и лишь усложняют текст. Все это без ущерба можно опустить, ограничившись текстом (с. 31), где речь идет о разделах ботаники.

В главе, излагающей «Элементы экологии растений», используется довольно много понятий, объяснение которых поверхностно. Это относится к «фитоценозу» (с. 545), «принципу Гаузе» (с. 547), раскрытию механизма конкурентных отношений (с. 547) и др. Нельзя согласиться с авторами, приводящими в качестве системы жизненных форм группы растений по отношению к неблагоприятному времени года (группы Раункиера). Это частный случай экоморф — так его и следует представлять, тем более что истинным жизненным формам посвящен специальный раздел (с. 169—171).

Вернемся к представлению о фитоценозе, которое детально рассматривается в главе 16 «Элементы геоботаники». Авторы в этом случае очень четко излагают основные характеристики фитоценоза, что создает у читателя целостное представление о важном ботаническом объекте. Этому способствует тщательный отбор понятий, четкий их анализ. При необходимости допускаются упрощения, что приемлемо в учебнике общего типа. Особенно удачны в этом отношении «классификация растительности», «климатические зоны и зоны растительности», «география растительности». Вполне уместен не ботанический раздел «климатодиаграммы» и расширенный до рамок СНГ обзор растительности, что позволяет продемонстрировать евразийскую зональность умеренного пояса.

При внимательном чтении учебника выявляются некоторые технические погрешности, которые вполне могли быть устранены техническим редактором. Вот некоторые из них.

— В ряде мест допущена неточность построения фраз, что существенно искажает суть содержания. Так, более полувека грибы не рассматриваются в составе растений и выделяются в самостоятельное царство. Об этом читаем на с. 28, но на с. 33 приводятся данные о количестве используемых «растений (включая грибы)» (?).

— На с. 32 утверждается, что «**в прошлом** именно растения были основой образования бурого и каменного углей, **торфов**...» (подчеркнуто нами. — **И. Д., Л. К.**). Но ведь торф образуется и сегодня!

— На с. 31 в качестве равноправных участников существования за счет фотоавтотрофов выступают «животные и человек». Но ведь на с. 28 все позвоночные отнесены к животным (**в том числе** и человек)!

В учебной литературе велика роль рисунка. В целом подбор рисунков и их исполнение вызывают удовлетворение, часть рисунков оригинальна (хотя авторы на это не указывают). Тем досаднее некоторые оплошности. Например, неудачен рис. 187, где представлен только женский экземпляр *Polytrichum commune*, к тому же с мало похожими ризоидами. Неудачно изображение *Sphagnum* (с антеридиями) на рис. 186.

Сделанные замечания — результат внимательной читательской работы и товарищеского отношения к авторам рецензируемого учебника.

Формально это второе издание учебника (первое вышло в 1990 г.), но по сути дела — новая книга, на четверть бóльшая по объему, дополненная и значительно измененная по содержанию.

Учебник адресован студентам фармацевтических вузов, однако он может с успехом использоваться студентами других естественнонаучных специальностей.

Можно с уверенностью предсказать «Ботанике» Г. П. Яковлева и В. А. Челомбитько популярность и долгую жизнь. Хочется сказать авторам слова благодарности за большой труд и пожелать новых забот по подготовке очередного издания. Инициатива авторов по включению новой системы живых организмов в учебную литературу ставит вопрос о необходимости обсуждения этой важной научно-педагогической проблемы ботанической общественностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жуковский П. М. Ботаника. М., 1982. 623 с.

Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Прокариоты и низшие евкариоты. СПб., 1998. Ч. 2. 357 с.

Маргулис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М., 1983. 352 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М., 1990. Т. 1. 347 с.

Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. Л., 1977. 172 с.

Яковлев Г. П., Челомбитько В. А. Ботаника. М., 1990. 367 с.

Margulis L., Schwartz K. V. Five Kingdoms all illustrated guide the phyla of life on Earth. N. Y.: W. H. Freeman and C°, 1982. 338 c.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3(571.6)

© Ю. И. Манько, В. П. Верхолат

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 2001 ГОДУ

YU. I. MAN'KO, V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2001

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Поступила 26.02.2002

В 2001 г. в Приморском отделении РБО проведены перерегистрация и уточнение анкетных данных членов общества. На конец декабря 2001 г. оно насчитывало 131 человека, которые живут и работают не только в Приморском крае (120 человек), но и за его пределами (г. Комсомольск-на-Амуре — 1 человек, г. Биробиджан — 3, г. Южно-Сахалинск — 3, г. Южно-Курильск — 1, г. Благовещенск — 2, пос. Архара Амурской обл. — 1). За последние годы по разным причинам сняты с учета 11 человек, но за 2001 г. ряды отделения пополнились 8 новыми членами.

В 2001 г. наука понесла невосполнимую утрату — ушли из жизни 2 талантливых ученых, посвятивших всю свою жизнь изучению биоты Дальнего Востока.

На 84-м году скончался **Всеволод Александрович Розенберг** (14 июня 1917 г.— 9 марта 2001 г.) — старейший ученый-лесовед на Дальнем Востоке, кандидат биол. наук. Свою профессию В. А. определил в 18 лет, поступив в Лесотехническую академию, и остался верным ей до конца жизни. В 1945 г. волею военной судьбы В. А. оказался на Дальнем Востоке, а с 1946 г. связал свою профессиональную деятельность с Дальневосточной базой АН СССР. До последнего дня жизни В. А. проработал в Биолого-почвенном институте (БПИ) ДВО РАН в Отделе леса, который он организовал и возглавлял на протяжении ряда лет. В. А. — автор около 200 научных работ, посвященных разработке различных аспектов изучения лесов Дальнего Востока.

Валерий Алексеевич Недолужко (24 ноября 1953 г.—8 ноября 2001 г.) скончался на 48-м году после тяжелой и продолжительной болезни. После окончания Приморского сельскохозяйственного института в 1976 г. свою профессиональную деятельность В. А. связал с Ботаническим садом-институтом ДВО РАН, директором которого он был избран в 1996 г. Доктор биол. наук, автор более 150 научных работ по таксономии высших растений и флористике, В. А. был активным членом Ботанического общества, охотно делал на собраниях отделения как научные доклады, так и сообщения об экспедициях и научных командировках, о работе научных форумов, в которых принимал участие.

За отчетный год проведено 4 собрания, одно из которых, февральское, было посвящено памяти выдающегося российского миколога, доктора биол. наук **Любови Николаевны Васильевой** (19 февраля 1901 г.—7 июля 1985 г.) в связи с юбилейной датой — 100-летием со дня рождения. Собрались друзья, ученики, все, кто знал Л. Н. лично или по научным публикациям. За чашкой чая поделились своими воспоминаниями об этой удивительной женщине-ученом, посвятившей всю свою жизнь биоло-

гической науке. В 1944 г. Л. Н. приехала на давно привлекавший ее Дальний Восток в Дальневосточный филиал АН СССР, где в 1949 г. она организовала Лабораторию низших растений и была ее бессменным руководителем до 1966 г. В библиотеке БПИ ДВО РАН была организована выставка научных работ Л. Н., демонстрировались фотографии из личных архивов.

На майском заседании заслушали научный доклад сотрудника Горнотаежной станции ДВО РАН **С. В. Гороховой** на тему «Эколого-географический анализ лесов Уссурийского заповедника», в котором были представлены результаты исследований фитоценотического разнообразия лесов заповедника, приведена характеристика основных типов леса, составлена база данных растительности этой территории.

А. В. Галанин (доктор биол. наук, зав. Лабораторией геоботаники БПИ ДВО РАН) сделал доклад, имеющий оригинальное название — «На Родине Чингизхана». А. В. — руководитель ботанической экспедиции на юго-восток и юг Читинской обл., целью которой является обоснование необходимости организации в приграничных районах России и Монголии, в зоне Онон-Бальджинского хребта, особо охраняемой природной территории — национального парка «Ононский». По другую сторону границы монгольская сторона в священных для них местах организует национальный природный парк «Эрэн-Даба». Экспедицией собран значительный флористический и геоботанический материал, демонстрирующий уникальность территории. С интересом была воспринята информация об истории исследования этого края со времени первой экспедиции академика Петербургской Академии наук Петра Палласа и его ученика Никиты Петровича Соколова (1772 г.).

Оживленную дискуссию вызвал доклад **П. В. Крестова** (к. б. н., с. н. с. Лаборатории геоботаники БПИ ДВО РАН) «Фитосоциологическая классификация аянских ельников», в котором автор представил результаты классификации 600 геоботанических описаний аянских ельников в их полном ареале, включая островные популяции Японии, Сахалина и Курил. Материал охватывает следующие физиогномические типы ельников: ельники с пихтой сахалинской, ельники с пихтой белокорой, чистые ельники и ельники из ели Глена. П. В. впервые для Дальнего Востока разработал фитосоциологическую классификацию, включающую в себя 5 ассоциаций, 12 субассоциаций, 26 вариантов и 41 субвариант. Три ассоциации: Lonicero chamissoi—Piceetum jezoensis, Vaccinio vitis—idaea—Piceetum jezoensis и Abieto nephrolepis—Piceetum jezoensis были описаны впервые. Все выделенные сообщества были отнесены к классу Vaccinio—Piceetea, к двум порядкам (Vaccinio—Piceetalia и Abieto—Piceetalia) и к трем союзам (Vaccinio vitis—idaea—Piceion jezoensis, Abieto nephrolepis—Piceion jezoensis и Piceion jezoensis).

5—7 сентября 2001 г. в БПИ ДВО РАН работала **Международная конференция** «Классификация и динамика лесов Дальнего Востока», в организации которой приняло участие и Приморское отделение РБО. На конференции было заслушано 38 докладов и демонстрировалось около 40 стендовых сообщений. Материалы конференции были опубликованы (Классификация и динамика лесов Дальнего Востока: Материалы международной конференции. Владивосток: Дальнаука, 2001. 367 с.).

Уже по сложившейся давней традиции в конце года (25 декабря) были проведены очередные **55-е Комаровские чтения**. Было зачитано 6 докладов, которые подготовлены к публикации.

Опубликован 48-й выпуск Комаровских чтений (Комаровские чтения. Вып. 48. Владивосток: Дальнаука, 2001. 220 с.), в который вошло 6 докладов, прочитанных на 53 чтениях, состоявшихся в декабре 1999 г. в г. Владивостоке в Ботаническом саде-институте ДВО РАН.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА». Т. 87, 2002 г.

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Коллекции

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

История науки

Юбилеи и даты

Потери науки

Критика и библиография

Хроника

В Русском ботаническом обществе

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 12)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 12) Page

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 12) Стр.

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 12. 1—152.